

Phyt.

151

e



Thy. 151 L











Phyt. 151<sup>e</sup>

( Zur

# Entwicklungsgeschichte des Blattes

mit besonderer Berücksichtigung

der

## Nebenblatt-Bildungen.

Von

Dr. **August Wilhelm Eichler,**

Lehramts-Praktikanten am kurf. Gymnasium zu Marburg.

---

Nebst zwei Figurentafeln.

---

Marburg.

N. G. Elwert'sche Universitäts-Buchhandlung.

1861.

166 A

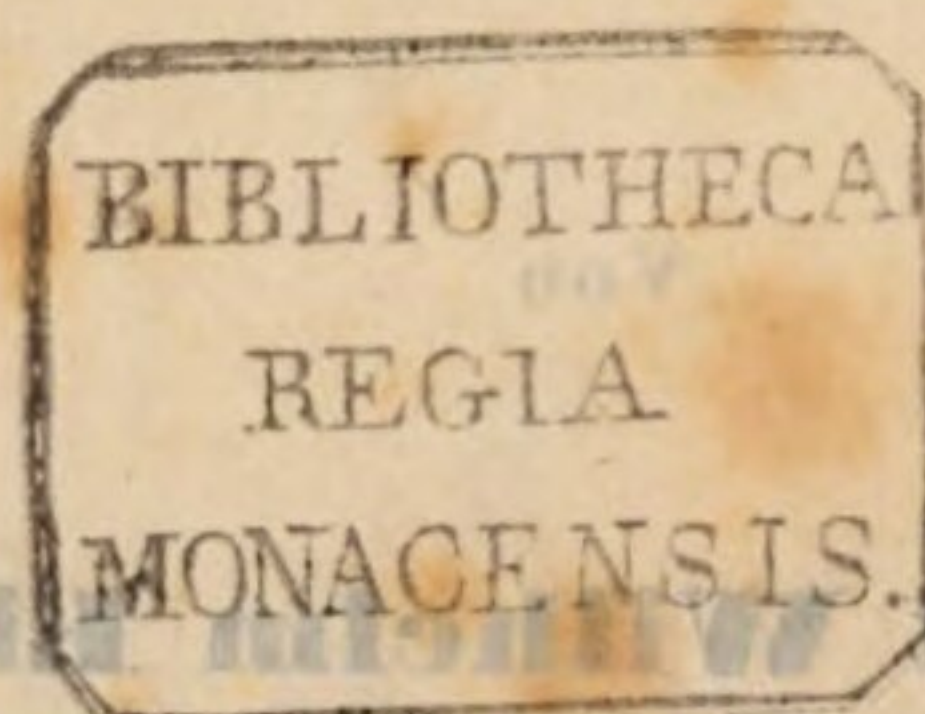


# Entwicklungsgeschichte des Blattes

mit besonderer Berücksichtigung

der

Nebenblatt-Bildung



Dr. August Wilhelm Schimper

Lehrstuhl für Botanik an der Universität zu Bonn

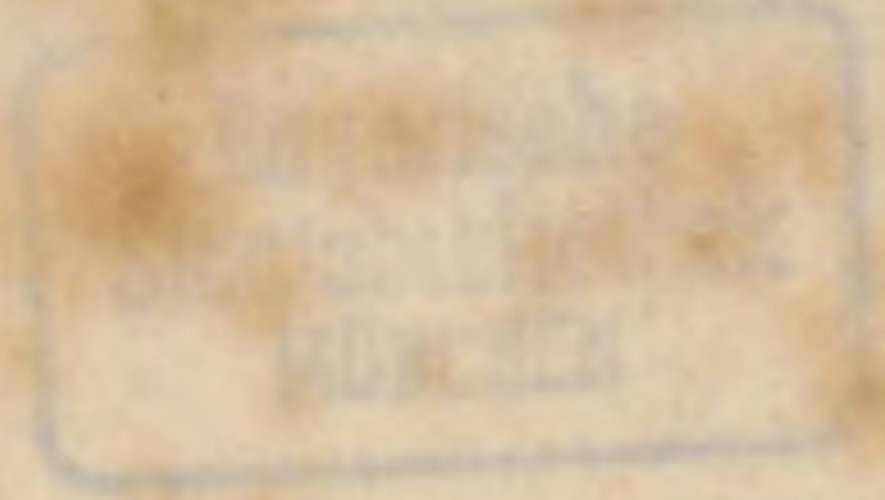
Nach zwei Exemplaren

Marburg

N. G. Elwert'sche Universitäts-Buchhandlung

1861





Diese Arbeit ist daher nur Fragment und kann keinen Anspruch auf Vollständigkeit machen; was jedoch in derselben mitgetheilt ist, beruht auf sorgfältiger und wiederholter Beobachtung und rechtfertigt somit ihr Erscheinen.

Marburg, im März 1861.

Der Verfasser.

## Vorbemerkung.

**D**ie folgenden Blätter enthalten einen Theil der Untersuchungen, welche ich im Laufe des Sommers 1859 und 1860 unter Anleitung des Herrn Prof. Dr. Wigand, meines verehrten Lehrers, über die Entwicklungsgeschichte der phanerogamischen Blattgestalten angestellt habe. Meistentheils sind nur die Resultate dieser Untersuchungen mitgetheilt worden, ohne dieselben eingehender zu beweisen. Letzteres wäre allein durch Beigabe einer Menge vollständiger Entwicklungsreihen möglich gemacht worden, welche ich zwar besitze, hier jedoch nicht veröffentlichen kann. Die wenigen beigegebenen Abbildungen sollen deshalb auch nicht zur Begründung, sondern nur zur Verdeutlichung und zum leichtern Verständnisse meiner Ansichten dienen.

Von den Nebenblattbildungen sind nur die wichtigeren, den Blättern der Dicotyledonen eigenthümlichen berücksichtigt worden; die nebenblattähnlichen Organe der Monocotyledonen sind zwar zum grossen Theil von mir untersucht worden, konnten jedoch hier keine Aufnahme mehr finden. Ebenso ist der anatomische Theil der Entwicklungsgeschichte gänzlich bei Seite gelassen.



Diese Arbeit ist daher nur Fragment und kann keinen Anspruch auf Vollständigkeit machen; was jedoch in derselben mitgetheilt ist, beruht auf sorgfältiger und wiederholter Beobachtung und rechtfertigt somit ihr Erscheinen.

Marburg, im März 1861.

**Der Verfasser.**

## Vorbericht

Die folgenden Blätter enthalten einen Theil der Untersuchungen, welche ich im Laufe des Sommers 1859 und 1860 unter Anleitung des Herrn Prof. Dr. Wiegand, meines verehrten Lehrers, über die Entwicklungsgeschichte der phanerogamischen Blattgestalten angestellt habe. Meistentheils sind mir die Resultate dieser Untersuchungen mitgetheilt worden, ohne dieselben eingehender zu beweisen. Letzteres wäre allein durch Beigabe einer Menge vollständiger Entwicklungsreihen möglich gemacht worden, welche ich zwar besitze, hier jedoch nicht veröffentlichten kann. Die wenigen beigegebenen Abbildungen sollen deshalb auch nicht zur Begründung, sondern nur zur Verdeutlichung und zum leichtern Verständnisse meiner Ansichten dienen.

Von den Nebenblattbildungen sind nur die wichtigsten, den Blättern der Dicotyledonen eigenthümlichen berücksichtigt worden; die nebenblattähnlichen Organe der Monocotyledonen sind zwar zum grossen Theil von mir untersucht worden, konnten jedoch hier keine Aufnahme mehr finden. Ebenso ist der anatomische Theil der Entwicklungsgeschichte gänzlich bei Seite gelassen.



schätzenswerthe Notizen über die Entstehung der Blattgestalt, die meistens auf directer und zuverlässiger Beobachtung beruhen. Man hat ist freilich auch häufige auch unentschieden zwischen zwei verschiedenen Arten der Entwicklung, nämlich einer centralständigen (wie er sie nennt), bei welcher das Blatt an der Spitze zuerst, an der Basis zuletzt angelegt wird, und der centrifugalen, bei welcher das längere Blatt früher, das kürzere später entsteht. Die einfachere, letztere dem sogenannten Blüthen eigenthümlich sei. Bald nach Steinheil hat Agardh auf und versucht, indem er das durchgängige Vorhandensein eines festen Unterschieds in der Entwicklung des Blattes von der der Axe behauptet, nämlich dass das letztere an der Basis, letztere an der Spitze wächst, ein wissenschaftlichen Begriff des Blattes aus dieser Art des Wach-

## I.

### Von der Entwicklung und dem Begriffe des Blattes im Allgemeinen.

**B**egriff und Entwicklung des Blattes sind bis in die neuesten Zeiten ein Gegenstand der Controverse unter den Botanikern gewesen und der Streit darüber ist heute noch nicht entschieden.

Die Ansichten der ältern Botaniker über die erwähnten Punkte gründeten sich mit wenigen Ausnahmen auf die äussere Erscheinung des fertigen Blattes, und die auf sie gestützten Definitionen geben daher nur engere oder weitere Begrenzungen des Formenkreises, in welchem sich die Blattgestalt bewegt, keineswegs aber einen wissenschaftlichen Begriff des Blattes selbst. Die Ansichten, die über die Entwicklungsgeschichte desselben im Gange waren, sind fast ausschliesslich Hypothesen, wie die von *DeCandolle*, *Agardh*, *Link*, *Bischoff* u. A.<sup>1)</sup>

*Ad. Steinheil*<sup>2)</sup> war der Erste, welcher zur Erledigung dieser Fragen eine rationelle Methode, die der vergleichenden Beobachtung verschiedener Altersstufen als identisch betrachteter Blattgestalten anwandte und zuerst eine auf die Entwicklungsgeschichte basirte Definition des Blattes gab. Er sagt: Das Blatt unterscheidet sich von der Axe, weil sein Wachsthum ein begrenztes ist, indem es nur nach zwei Dimensionen erfolgt, und besonders, weil sein Gefässbündelsystem beinahe gleichzeitig entsteht, während dies bei den meisten Axen successiv geschieht. — Ausserdem gab *Steinheil* noch eine Reihe

1) Eine vollständige Zusammenstellung aller bis zum Jahre 1846 bekannt gewordenen Arbeiten und Ansichten über die Phyllogenese hat *Mercklin* in seiner „Entwicklungsgeschichte der Blattgestalten“ gegeben.

2) *Ad. Steinheil*, Observations sur la mode de l'accroissement des feuilles, in Annales des sciences naturelles, 2e série, tom. VIII.



schätzenswerther Notizen über die Entstehung der Blattgestalt, die meistens auf directer und zuverlässiger Beobachtung beruhen. Manches ist freilich auch fingirt. Auch unterschied er schon zwischen zwei verschiedenen Arten der Entwicklung, nämlich der centripetalen (wie er sie nennt), bei welcher das Blatt an der Spitze zuerst, an der Basis zuletzt angelegt wird, und der centrifugalen, bei welcher das Umgekehrte Statt findet. Erstere Art der Entwicklung soll den einfachen, letztere den zusammengesetzten Blättern eigenthümlich sein.

Bald nach *Steinheil* trat *Schleiden* auf und versuchte, indem er das durchgängige Vorhandensein eines festen Unterschieds in der Entwicklung des Blattes von der der Axe behauptete, nämlich den, dass ersteres an der Basis, letztere an der Spitze wachse, einen wissenschaftlichen Begriff des Blattes aus dieser Art des Wachstums und der Entwicklung herzuleiten. Indem er zugleich der Ansicht war, dass das Blatt mit allen seinen Theilen allmählich aus der Axe entstände, aus ihr »hervorgeschoben« werde, gab er jene bekannte Definition des Blattes, als »die aus der Grundlage der Pflanze, der im Wachsthum und daher morphologisch unbeschränkten Axe hervorgehende, im Wachsthum und daher morphologisch beschränkte Form«<sup>3)</sup>, eine Definition, die in Form und Inhalt der von *Steinheil* gegebenen sehr ähnlich ist.

Der Ansicht *Schleiden's* schloss sich *Mercklin* an und suchte derselben durch eine Reihe von Beobachtungen der Entwicklungsgeschichte verschiedenartiger Blattformen allgemeine Geltung zu verschaffen.<sup>4)</sup>

Gleichzeitig stellte sich dieser Ansicht aber auch ein gewichtiger Bekämpfer in *Nägeli* entgegen, welcher in drei Aufsätzen: 1) Ueber das Wachsthum und den Begriff des Blattes, 2) über Polysiphonia und 3) über Herposiphonia<sup>5)</sup> den Beweis zu liefern suchte, dass in Beziehung auf das Wachsthum kein Unterschied zwischen Axe und Blatt existire, sondern dass vielmehr beiden Organen das Spitzenwachsthum eigenthümlich sei; dass ferner das Blatt nicht aus der Axe »hervorgeschoben« werde, sondern seine Entstehung nur einer einzigen, dicht unterhalb des Punctum vegetationis liegenden Zelle, der »secundären Zelle des ersten Grades« verdanke. *Nägeli's* Untersuchungen erstreckten sich fast ausschliesslich auf niedere Pflanzen, wie Florideen, Characeen, Moose u. s. w., und hier noch nicht

3) *Schleiden*, Grundzüge der wissenschaftl. Botanik. II. Aufl. Bd. II. pag. 171 sqq.

4) *C. E. v. Mercklin*, Zur Entwicklungsgeschichte der Blattgestalten. Jena 1846.

5) *Schleiden* und *Nägeli*, Ztschr. für wissensch. Botanik. Heft III u. IV. pag. 153, 207 u. 238 sqq.



einmal immer auf unzweifelhafte Blattorgane, weshalb die sofortige Uebertragung der hier gewonnenen Resultate auf die Blätter der Phanerogamen, bei welchen *Nägeli* seine Ansichten nicht durch directe Beobachtungen zu bestätigen vermochte, die Sache noch sehr zweifelhaft lassen musste.

Eine ausführliche kritische Beleuchtung und Würdigung der obengenannten Abhandlungen *Nägeli's* hat *Wigand* <sup>6)</sup> gegeben, weshalb ich es für überflüssig halte, hier näher darauf einzugehen.

*Schleiden* beharrte übrigens auf seiner Ansicht und suchte dieselbe durch weitere Beobachtungen <sup>7)</sup>, namentlich auch an den Blättern niederer Pflanzen ausser Zweifel zu setzen, Beobachtungen, die zum Theil von *Nägeli* auf entgegengesetzte Weise, als es von *Schleiden* geschehen war, gedeutet werden. <sup>8)</sup>

*Nägeli* hatte es nicht versucht, eine seinen Ansichten adäquate Definition des Blattes zu geben. Statt seiner unternahm es *Hermann Crüger* auf *Trinidad* <sup>9)</sup>, die Existenz eines Gegensatzes zwischen Axe und Blatt, namentlich eines in der Entwicklungsgeschichte begründeten, schlechthin verneinend, eine Definition des Blattes als erster Metamorphosenstufe der Axe mit eigenem Metamorphosencyclus aufzustellen, bewies jedoch diese Annahme durch nichts, als durch die Behauptung, es sei unmöglich, durch die Entwicklungsgeschichte eine begrenzte Axe von einem Blatte und ein unbegrenztes Blatt von einer Axe zu unterscheiden. Als Beispiele für unbegrenztes Wachsthum des Blattes führt er das einiger Farnwedel, wie von *Lygodium*, *Gleichenia*, *Blechnum*, sowie das von *Guarea* an. Bei den ersteren ist die Blattnatur wohl noch zweifelhaft; das letztere hatte ich zu untersuchen nicht Gelegenheit. — Durch andere Beispiele zeigt *Crüger* allerdings, dass die bisher aufgestellten Definitionen des Blattes nicht durchgreifend seien; keineswegs aber wird dadurch die absolute Unmöglichkeit eines morphologischen Gegensatzes zwischen Axe und Blatt bewiesen.

Einen bemerkenswerthen Beitrag lieferte endlich *A. Trécul* <sup>10)</sup> in einer grossen Reihe von Blattentwickelungen, durch welche eine Vermittelung zwischen der *Schleiden'schen* und der *Nägeli'schen* An-

6) *Wigand*, über die morphologische Bedeutung des Pistills der Leguminosen, Liliaceen, Primulaceen und über den Begriff des Blattes, als Auhang zur Grundlegung der Pflanzenteratologie. Marburg 1850

7) *Schleiden*, Programma de notione folii et caulis. Jena 1849.

8) *Nägeli*, über das Wachsthum des Blattes von *Sphagnum*, in *Nägeli u. Cramer*, pflanzenphysiol. Untersuchungen.

9) *H. Crüger*, über Axe und Blatt. Bot. Ztg 1851. pag. 497 sqq.

10) *A. Trécul*, Note und Mémoire sur la formation des feuilles, in den Annales des sciences naturelles. 3e série. Tom. XX.



sicht herbeigeführt wird. Er weist hierin nach, dass die Natur in der Bildung der Blattgestalten nicht so einfachen und scharf begrenzten Gesetzen folge, wie sie jene beiden Botaniker aufgestellt hatten, sondern dass die Entwicklung derselben auf die allermannichfaltigste und verschiedenartigste Weise vor sich gehe, dass bald die Spitze, bald die Basis, bald eine zwischen beiden gelegene Region der älteste Theil oder auch alle Theile von gleichem Alter seien. Er unterscheidet hiernach zwischen 4 Haupttypen der Entwicklung, auf deren nähere Erörterung ich unten zurückkommen werde. Eine Zusammenfassung der Resultate seiner Untersuchungen unter allgemeinere Gesichtspunkte hat *Trécul* nicht gegeben; sein Schlussresumé ist nur eine Aufzählung der gefundenen verschiedenen und übereinstimmenden Momente. *Trécul's* Arbeit ist eine der verdienstlichsten in diesem Felde der vegetabilischen Morphologie, denn abgesehen von der grossen Anzahl meist höchst genauer Beobachtungen, die sie enthält, hat sie gezeigt, wie wenig in der Natur begründet die Sucht ist, alle vorkommenden Formen unter meist apriorische Schemata einzuregistriren und da Gesetze zu machen, wo »das Ungesetz gesetzlich überwaltet«.

Trotz diesen Resultaten blieb jedoch *Nägeli* auf seiner oben angeführten Ansicht beharren und stützte sich auf seine schon früher ausgesprochene Behauptung, dass die Methode dieser Untersuchungen eine fehlerhafte sei, indem bei denselben nur die Grössenzunahme, nicht aber die einzelnen Processe, in welche diese zerfalle, berücksichtigt sei, nämlich Zellenausdehnung und Zellenbildung und an letzterer wieder die Richtungen der Theilung. Er hält dafür, dass überall, auch bei basipetaler Entwicklung (siehe unten pag. 14), dennoch das Blatt an der Spitze wachse. Zwar beweist er diese Behauptung nirgends, sondern führt nur an *Aralia spinosa*<sup>11)</sup> durch, dass hier allerdings das Blatt an der Spitze durch Zellenbildung wächst. Dieses Blatt ist nun ein solches, was (nach *Trécul*) dem basifugalen Typus folgt, und somit wird hierdurch nichts anderes bewiesen, als was schon *Trécul* behauptet hat, nämlich dass es Fälle giebt, in welchen das Blatt an der Spitze wächst. Nicht im Geringsten wird jedoch hierdurch die Möglichkeit des Gegentheils bei einem andern Entwicklungstypus umgestossen, sondern es sprechen diese Untersuchungen eher noch dafür, dass Beobachtungen über Grössenzunahme, oder besser, über Bildung von neuen Blattgliedern, einen Fingerzeig für die Art des Wachstums durch Zellenbildung geben können.

11) *Nägeli*, Wachsthumsgeschichte des Blattes von *Aralia spinosa*, in *Nägeli und Cramer, pflanzenphysiologische Untersuchungen*.



Auch von *Schacht*<sup>12)</sup> besitzen wir Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte, besonders des phanerogamischen Blattes. Obwohl dieselben viel Richtiges enthalten, besonders was die anatomische Ausbildung anbelangt, so stehen sie doch an Genauigkeit hinter den von *Trécul* gelieferten zurück.

Seit der Veröffentlichung dieser letztgenannten Arbeiten ist nichts von Bedeutung mehr hinzugekommen und der Streit über diesen interessanten Punct schwebt daher noch immer.

Ich wende mich nun zu meinen eigenen Untersuchungen, zwar mit dem Bewusstsein, dass dieselben weder den Gegenstand völlig erschöpfen, noch den Streit schlichten können, indem ich die Erfüllung der allerdings gerechtfertigten Forderungen Nägeli's, die Wachstumsgeschichte des Blattes in die Lebensgeschichte aller seiner Zellen aufzulösen, bei den Phanerogamenblättern für jetzt wenigstens noch als eine Unmöglichkeit kennen gelernt habe und mit *Schleiden* der Ansicht bin, dass diese schwierigste Aufgabe in der ganzen Botanik wohl noch längere Zeit ungelöst stehen bleiben wird. Doch mag das Folgende dazu dienen, um auf einige der wesentlichsten Momente in der Entwicklung der phanerogamischen Blattgestalt hinzuweisen, welche einen Unterschied des Blattes von den Axenorganen begründen können.

Das Blatt entsteht stets dicht unterhalb des Punctum vegetationis, und zwar, soweit meine Beobachtungen sich erstreckt haben, auf zweierlei Weise. Die erste Art der Entstehung ist die, dass unterhalb der Axenspitze eine Zellgewebsregion gleichzeitig in allen ihren Puncten sich über das nächstliegende cambiale Gewebe wallartig erhebt, welche in ihrer Breite der Breite der Insertionsstelle des fertigen Blattes sammt seinen Nebenblattorganen, wenn es mit solchen versehen ist, genau proportional ist. Das Blatt entsteht also in diesem Falle in seiner ganzen Breite in demselben Momente durch gleichzeitige scheinbare Furchung der Axenspitze. (Fig. 1. 2. 50. a.) Es ist wohl möglich, dass eine einzelne Zelle den Anlass zu dieser Art der Entstehung giebt und von dieser als Centrum aus nach beiden Seiten hin die Zellenbildung sich fortsetzt; dieser Zellenbildungsprocess muss jedoch alsdann so rasch vor sich gehen, dass er und seine Durchgangsstufen sich der Beobachtung entziehen und man nur das Product dieser successiven Zellenbildung direct

12) *H. Schacht*, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gewächse, Abschn. I, und Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse, Bd. II.



beobachten kann; da ich mich aber hier nur an directe Beobachtungen halten werde, schliesse ich jede Hypothese aus und stelle die Sache einfach dar, wie sie sich dem Auge darbietet, bemerke aber noch, dass es gänzlich unmöglich ist, bei dem unterschiedslosen cambialen Gewebe der Axenspitze eine von einer einzelnen Zelle ausgehende Zellenbildung auf die erstere durch unmittelbare Beobachtung zurückzuführen. Ein Blatt also, das der im Vorstehenden beschriebenen Entstehungsweise folgt und z. B. stengelumfassend ist, erscheint als einfacher gleichförmiger Ring um die Axenspitze, wie das Blatt der Gramineen, das einiger Papilionaceen, z. B. *Astragalus*, *Onobrychis*, *A. Cicer*, das Blatt der Platane; ebenso entstehen viele wirtelförmige oder opponirte an der Basis zusammenhängende Blätter, wie die von *Acer*, *Galium* (Fig. 14. a. a'), *Rubia*, *Coffea* u. A.; umfasst das Blatt  $\frac{1}{2}$ ,  $\frac{1}{3}$ ,  $\frac{2}{3}$  etc. an der Axe im ausgebildeten Zustande, so entsteht es, falls es diesem Entstehungstypus folgt, auf einmal in einer proportionalen Breite, wie bei *Geranium*, *Lupinus*, vielen *Papilionaceen*, *Myriophyllum*, *Hippuris* etc. etc. (Fig. 1. 2. 50. a.)

Die zweite Art der Entstehung eines Blattes ist folgende. Unterhalb der Axenspitze entsteht eine flache höcker- oder zapfenförmige Hervorragung, die sich rasch auf beiden Seiten an der Axe ausbreitet, indem immer mehr und mehr Punkte des Axenumfangs an der Blattbildung Theil nehmen. Diese Verbreiterung ist jedoch stets früher beendet, ehe das junge Blatt die Gliederung in seine einzelnen Theile beginnt, und es erscheint das letztere ebenfalls, wie das Product jener ersten Art der Entstehung, als ein sichelförmiger Wulst, oder als eine abgerundete dreieckige Scheibe, oder als ein an einer Stelle, der Ursprungsstelle, aufgetriebener Ring, stets mit einer der Insertionsstelle des fertigen Blattes proportionalen Basis. So z. B. bei den *Rosaceen*, *Magnoliaceen*, *Ranunculaceen*, *Umbelliferen*, *Begoniaceen* u. a. (Fig. 3. a. b. c. Fig. 21. a. 26. a. 27. a. Fig. 45. a. Fig. 55. a. b. c.)

Andere Entstehungstypen habe ich nicht beobachtet. Was die erstere Art der Entstehung betrifft, so ist dieselbe im Ganzen weniger häufig, als die letztere. *Crüger*<sup>13)</sup>, der dieselbe ebenfalls beobachtet hat, hält sie für die normale; dass dem aber nicht so ist, beweisen die obengenannten Beispiele. Die zweite Art der Entstehung ist zwar schon mehrfach beobachtet, z. B. von *Trécul* (a. a. O.), aber man hat stets den Umstand übersehen, dass die Ausbreitung des zuerst sich zeigenden Höckers an der Axe stets früher vollendet ist,

13) *H. Crüger*, Westindische Fragmente. Die Vorläufer. Bot. Zeitung. 1856, Stücke 32 u. 33,



als die Gliederung der Blattanlage in ihre einzelnen Theile beginnt und dies Moment ist von Wichtigkeit.

Die auf beide Weisen entstandenen Blattanlagen gleichen sich in dem Stadium, wo sie einen der Basis des fertigen Blattes proportionalen Theil des Axenumfangs einnehmen und noch keine Gliederung zeigen, sowohl in ihrer äussern Gestalt, als auch in der Beschaffenheit ihres Gewebes. Ihre Gestalt ist im Allgemeinen ring- oder sichelförmig, ihr Gewebe ist noch ganz unterschiedslos, trübe und cambial; ich nenne dies Stadium das Primordialblatt, eine Bezeichnung, die sich aus dem Folgenden noch weiter rechtfertigen wird.

Aus dem Primordialblatte entwickeln sich alle Theile des fertigen Blattes und nie aus der Axe; im Primordialblatte ist daher das fertige Blatt mit allen seinen Theilen implicite vorhanden. An der Bildung des Primordialblattes hatte die Axe unmittelbaren Antheil, die Bildung der Blattglieder (d. h. der Theile des fertigen Blattes) beruht allein auf der Bildungsthätigkeit des Primordialblattes. Im Allgemeinen wird hierdurch *Nägeli's* Ansicht über die Blattentwicklung nicht angegriffen, da auch er die Bildungsthätigkeit einzelnen Zellenregionen der Blattanlage zuschreibt, mag er sie nun als Spitzenwachsthum oder als intercalares Wachsthum bezeichnen; *Schleiden's* Ansicht dagegen ist hiermit unvereinbar. Nach ihm wächst das Blatt an der Basis und wird aus der Axe hervorgeschoben; dies setzt (wenigstens bei am Grunde verbreiterten Blättern) eine continuirliche Theilnahme der Axe an der Blattbildung und somit auch eine continuirliche Ausbreitung der Blattanlage voraus, und so stellen auch *Schleiden* und *Mercklin* die Sache dar; eine Ausbreitung dagegen findet nach dem Beginne der Gliederung, sei es in Spreite, Stiel und Nebenblätter, sei es in Fiedern oder Fiederlappen etc., niemals mehr Statt, sondern alle diese Theile entwickeln sich aus dem Primordialblatte durch dessen eigne Bildungsfähigkeit und Bildungsthätigkeit; das Primordialblatt enthält selbst eine Vegetationszone, ein Punctum vegetationis der zweiten Art.

Nach der Anlage des Primordialblattes beginnt die Gliederung desselben, und zwar zuvörderst in zwei Haupttheile, die allen phanerogamischen Blättern gemeinsam sind, nämlich in eine stationäre, nicht weiter an der Blattbildung Theil nehmende Zone und in einen vegetativen, die Spreitenglieder aus sich entwickelnden Theil. Erstere bildet die Basis, nimmt die ganze Breite derselben vollständig ein und ist mitunter von ziemlich beträchtlicher Entwicklung; in anderen Fällen, besonders bei monocotyledonischen Blättern, ist sie auf eine sehr geringe Breite reducirt. Es hat diese Zone die Fähigkeit, ihre Ränder mehr oder minder blattartig zu entwickeln und die Producte



dieser blattartigen Entwicklung sind die Nebenblattorgane, wie später näher erörtert werden wird. Diesen, gewissermassen den Fuss oder den Wurzelstock des Blattes repräsentirenden stationären Basaltheil bezeichne ich kurz als Blattgrund oder Unterblatt. Sein oberer Rand ist die untere Grenze des den ganzen übrigen Theil des Primordialblattes begreifenden vegetativen Spreitentheils, aus welchem sich die einfache oder getheilte Spreite und bei gestielten Blättern auch der Blattstiel entwickelt. Der Blattstiel geht demgemäss nicht unmittelbar in die Axe über, sondern in den Blattgrund, welcher letztere fast stets eine Verbreiterung am Grunde des Blattstiels darstellt, die man, wenn sie besonders fleischig und mit der Axe gelenkartig verbunden ist, auch Blattkissen oder Blattpolster etc. genannt hat. Diesen zur Blattscheiben- und Stielbildung bestimmten Theil des Primordialblattes will ich im Folgenden als Oberblatt bezeichnen.

Wie gesagt, beginnt das Primordialblatt sich sogleich nach seiner Anlage in Blattgrund und Oberblatt zu gliedern. Gewöhnlich geschieht dies in der Weise, dass die mittlere Region des Primordialblattes, die oft schon zufolge der Entstehung (auf die zweite oben beschriebene Weise) weiter von der Axe entfernt ist, als die beiden seitlichen Regionen, durch ein rasches Wachsthum sich beträchtlich von der Axe entfernt, während die beiden seitlichen Theile sich entweder noch nebenblattartig ausbreiten, oder in dem angelegten Zustande verharren. Das Blatt stellt alsdann entweder eine dreilappige, an der Spitze verlängerte (Fig. 1. c. 2. b. 50. c.) oder eine einfache, abgerundet dreieckige bis ovale Scheibe dar, an deren stumpfem Ende die Axenspitze sich befindet. In ersterem Falle entwickelt der mittlere Theil (das Oberblatt) die Blattglieder, während eine die beiden Seitentheile verbindende Transversallinie die obere Grenze des Blattgrundes bildet (Fig. 4. 5. B. F.); im letzteren Falle beginnt die Entwicklung derselben eine Strecke weit oberhalb der Insertionsstelle, so dass hierdurch der Blattgrund seine Begrenzung erhält. (Fig. 52. 53.)

Die beiden Hauptacte, in welche die Entwicklung des Oberblattes zerfällt, ist die Bildung der Blattspreite und die des Blattstiels. Beide Acte sind jedoch nicht in der Entwicklungsgeschichte des Blattes mit Nothwendigkeit begründet, sondern es kann ebenso wohl die Stielbildung als die Spreitenbildung fehlen, ohne dass man darum sagen könnte, Stiel oder Spreite seien abortirt.<sup>14)</sup> — Bei einem Blatte nun, an welchem Stiel und Spreite entwickelt sind,

14) Von Abortus kann überhaupt nur die Rede sein da, wo zum Begriff des betreffenden Organs ein oder der andere Theil nothwendig gehört und dieser nachweislich in jüngern Zuständen vorhanden war, in der spätern Entwicklung



zerfällt die Gliederung des Oberblattes in zwei von einander abhängige, aber getrennte Acte, nämlich die Entwicklung der Spreite und die des Stiels. Bei allen diesen Blättern erfolgt die Stielbildung stets nach der Spreitenbildung und die spreitenartige Ausbreitung ist stets schon mindestens in der Anlage vorhanden, wenn der Blattstiel erst seine Entwicklung beginnt.

Der Blattstiel entwickelt sich aus einer zwischen dem Blattgrunde und der Spreite gelegenen, oft fast zur Fläche verkürzten Zone und schiebt sich zwischen dem Blattgrunde und der Spreitenanlage ein, wie ein Stielglied zwischen zwei benachbarte Fiederpaare. (Fig. 35. 36. p.) Die Zeit des Auftretens, resp. der Entwicklung des Blattstiels ist im Uebrigen nicht an eine bestimmte Entwicklungsstufe gebunden; doch ist es z. B. für die zusammengesetzten, hand-, fuss- oder fingerförmigen oder nervigen Blätter durchgängige Regel, dass er erst nach der vollständigen Anlage aller an der fertigen Blattspreite vorkommenden Theile sich zu entwickeln beginnt; dasselbe gilt auch für viele einfache fiedernervige Blätter. Bei vielen andern derartigen Blättern entwickelt er sich zwar nach der Anlage der Spreite, aber doch während oder vor der Anlage der einzelnen Lappen der fertigen Spreite, wie bei *Liriodendron Tulipifera* (Fig. 36. 37. p.) und den übrigen Magnoliaceen; niemals aber habe ich den Blattstiel vor dem Beginne der Spreitenbildung auch nur angedeutet gefunden, wie dies z. B. *Mercklin* und *Trécul* eben für *Liriodendron Tulipifera* angeben. — Es ist dies auch ein Beweis gegen *Nägeli's* Ansicht, dass das Blatt blos an der Spitze wachse, denn bei gefiederten Blättern z. B. entsteht der Blattstiel lange nach der Anlage der Spreite und meist ist diese mit allen ihren Theilen und Serraturen längst ausgebildet, wenn vom Blattstiel noch keine Spur wahrzunehmen ist. Auf ein bloses »intercalares« Wachsthum lässt sich aber die Blattstielbildung auch nicht wohl schieben, da sie wesentlich mit zur Entwicklung eines gestielten Blattes gehört und man daher mit demselben Rechte sagen könnte, das Blatt entwickele sich blos durch intercalares Wachsthum, das Spitzenwachsthum dagegen sei etwas Zufälliges.

aber zur Unkenntlichkeit verkümmerte; war dieser zum Begriff des betreffenden Organs nothwendige Theil nachweislich niemals vorhanden, so hat man es eben nicht mit einem unter den fraglichen Begriff fallenden Organe, sondern mit einem anderen zu thun. So ist bei *Lonicera Periclymenum*, *Bupleurum longifolium*, *Dipsacus silvestris* etc. nur eine Spreite gebildet worden, aber es ist kein Blattstiel abortirt, weil ein solcher niemals vorhanden war; bei *Lathyrus Aphaca*, vielen Coniferen etc. ist nur ein stielartiges Organ entwickelt worden, aber deswegen ist die Spreite nicht abortirt. Spreiten- und Stielbildung gehören aber ebensowenig zum Begriffe des Blattes, als Fiederung oder handförmige Theilung



Der wichtigste und interessanteste Proceß in der Entwicklung der Blattgestalt ist die Entwicklung der Spreite. Die Spreite bildet sich, wie schon oben bemerkt, aus dem vegetativen Centraltheile (Oberblatt) und ist mindestens schon andeutungsweise vorhanden, wenn die Bildung des Blattstiels eben erst beginnt. Oft ist sie zu dieser Zeit aber auch schon völlig fertig gebildet.

Der gesammte Entwicklungsproceß der Spreite zerfällt in die einzelnen untergeordneten Prozesse der Entwicklung der Spreitenglieder. Unter den letzteren verstehe ich die verschiedenen Ordnungen und Arten der Fiederung, einfache, doppelte und mehrfache Fiederung, ferner die unzähligen Arten der Fiedertheilung und schliesslich alle normalen, den verschiedenen Blättern eigenthümlichen Lappenbildungen, sowie auch die verschiedenen Arten der Serratur. — Diese Spreitenglieder theile ich nach der Art ihrer Entstehung in verschiedene Ordnungen ein und begreife unter den Gliedern der I. Ordnung alle diejenigen, welche unmittelbar aus der Masse des Oberblattes hervorgegangen sind, Glieder II. Ordnung nenne ich diejenigen, welche aus den Gliedern I. Ordnung, Glieder III. Ordnung, welche aus Gliedern II. Ordnung hervorgebildet sind etc.

In vielen Fällen sind die Ordnungen der Spreitenglieder auch am fertigen Blatte von einander zu unterscheiden, ohne die Entwicklungsgeschichte zu Rathe ziehen zu müssen, wie z. B. bei doppelt gefiederten Blättern (*Acacia Neumanni*, *A. dealbata* etc.), in andern Fällen dagegen ist dies nicht möglich und auch Analogieen mit ähnlich gestalteten Blättern, deren Entwicklungsgeschichte bekannt ist, sind oft kein Kriterium. So z. B. bei den *Thalictrum*- und *Helleborus*-Arten, *Aralia*, *Platanus*, *Acer*, *Spiraea* und vielen andern. Ist z. B. nicht die äussere Aehnlichkeit zwischen dem Blatte von *Platanus* und *Acer Pseudo-Platanus* so beträchtlich, dass sie der letzteren den Namen verliehen hat? Dennoch sind die Blattglieder der einen nicht von der nämlichen Art, wie die der andern; bei *Acer* sind alle 5 Hauptlappen des Blattes Glieder der I. Ordnung, bei der Platane dagegen nur der Terminallappen und die beiden obern Hauptseitenlappen; die beiden untern Hauptseitenlappen sind dagegen aus den obern Hauptseitenlappen entstanden und daher Glieder der II. Ordnung.

In den allermeisten beobachteten Fällen spricht sich in der Zeit der Entstehung der Spreitenglieder verschiedener Ordnungen eine bestimmte Periodicität aus und zwar in der Art, dass kein Glied einer höheren Ordnung früher angelegt wird, ehe alle Glieder der nächstniedern Ordnung fertig gebildet sind. Es ist diese Erscheinung zwar nicht durchgreifend, aber ziemlich allgemein verbreitet und erleidet nur wenige Ausnahmen unter den von mir untersuchten Blatt-



gestalten, wie z. B. bei den sehr zusammengesetzten Blättern mancher Umbelliferen, wie *Ferula*, *Libanotis*, *Foeniculum* (Fig. 25) u. a., sowie einiger Synanthereen, wie *Pyrethrum*, *Anthemis* etc.

In den allermeisten Fällen tritt daher noch als Kennzeichen der Glieder der nämlichen Ordnung die Zugehörigkeit zu einer und derselben Entwicklungsperiode hinzu. Mit besonderer Evidenz zeigt sich diese Erscheinung z. B. bei den Blättern von *Ruta graveolens*, den doppeltgefiederten Blättern mancher Acacien und bei den auf den dreizähligen Typus reducirbaren Blattformen, wie bei *Aquilegia vulgaris*, *Thalictrum aquilegifolium*, *Nandina domestica*, *Aralia japonica* etc.

Von *Trécul* ist diese Regel nicht besonders hervorgehoben worden, doch widersprechen der ziemlich allgemeinen Gültigkeit derselben seine Beobachtungen nirgends.

Es liegt in dieser Periodicität der Entwicklung der Blattglieder der verschiedenen Ordnungen ein wenn auch nicht durchgreifender, so doch für die meisten Blattformen bestehender Unterschied in der Entwicklung des Blattes von der der Axe. Betrachtet man, analog dem oben aufgestellten Charakter der Ordnungen, die aus der Hauptaxe entspringenden Nebenaxen als Glieder der I., die aus diesen hervorgehenden als Glieder der II. Ordnung etc., so gilt für die Entwicklung dieser Glieder der Axe im Allgemeinen das Gesetz der successiven und von einander unabhängigen Entwicklung der Glieder derselben Ordnungen in der Art, dass z. B. die Glieder I. Ordnung, die tiefer an der Hauptaxe stehen, Glieder II. und diese vielleicht Glieder III. Ordnung gebildet haben, während die obern erst Glieder II. Ordnung entwickeln und die Hauptaxe, das dem Oberblatte analoge Glied, noch fortwährend Glieder I. Ordnung an ihrer Spitze bildet. Für die Glieder der meisten Blätter gilt dagegen als Regel, dass in einer bestimmten Periode alle Glieder der ersten, in einer auf diese folgenden Periode alle Glieder der zweiten, dann die der dritten Ordnung etc. fertig gebildet werden und kein Glied einer höhern Ordnung vor einem Gliede einer niedern Ordnung auftritt. Wie schon bemerkt, ist diese Erscheinung nur eine häufige Regel, aber kein durchgreifendes Gesetz. Wäre sie das letztere, so gäbe dieses einen passenden Ausgangspunct zur Definition des Blattes als eines morphologisch begrenzten Organs.

Die Bildung der Blattspreite, resp. der Spreitenglieder I. Ordnung hat ihren Anfang in dem Gewebe des Oberblattes, und es lassen sich hierbei zwei Haupttypen unterscheiden, nach welchen sich die Spreite bildet.

Die erste Art dieser Entwicklung, die besonders den einfachen fiedernervigen Blättern, jedoch auch manchen gefiederten und zu-



sammengesetzten Blättern eigenthümlich ist, äussert sich in folgender Weise: Wenn das Primordialblatt sich in Blattgrund und Oberblatt gegliedert hat, so beginnt das letztere sich rasch von der Axe zu entfernen, indem es zugleich sich mehr oder minder cylindrisch rundet oder auf der Innenfläche rinnenartig vertieft. Es stellt sich alsdann als einen einfachen, ungetheilten fingerförmigen Zapfen dar. Bald hierauf bekleidet sich dieser Zapfen auf beiden Rändern seiner ganzen Länge nach mit einem zarten, hyalinen und cambialen Saume (Fig. 35. 1.), der nun entweder gleichmässig fortwächst, wie bei einfachen, ungetheilten, fiedernervigen Blättern, z. B. bei *Magnolia*, *Citrus*, *Fagus* etc., oder der nur an einzelnen Stellen ein Wachsthum zeigt, durch welches die Blattglieder gebildet werden, wie z. B. bei *Liriodendron*, *Quercus*, *Reseda undata*, *lutea* etc. (Fig. 6. 7. 1. 1. Fig. 35. 36. 37. 1.) In diesem Falle entwickeln die Blattglieder in der Regel keine Glieder höherer Ordnungen, höchstens eine Serratur. Häufig kommt jedoch auch der Fall vor, dass der im Obigen beschriebene fingerförmige Zapfen seine Ränder wulstartig erhebt, anstatt sie zu einem Saume auszubreiten, und diese cambialen und hyalinen Randwülste bilden durch ein an einzelnen Stellen sich äusserndes Wachsthum höckerartige Hervorragungen (Fig. 8. 9. d. d.), welche sich entweder zu einfachen Blättchen entwickeln, wie bei *Robinia* und einigen *Astragalus*-arten, oder auch ihrerseits wieder Glieder höherer Ordnungen bilden, wie bei *Achillea*, *Cynara*, *Scolymus*, *Anthemis* etc. — In beiden Fällen bleibt der centrale, derbe Theil völlig unverändert und characterisirt sich hierdurch als den Mittelnerven. Der Mittelnerv ist also in diesen Fällen das Primäre, die Spreitenbildung ein secundärer Process. Hiervon wesentlich unterschieden ist die zweite Art der Spreitenbildung, wie sie bei den meisten dreizähligen, gefiederten, handförmigen oder handnervigen und auf andere Weise zusammengesetzten Blättern Statt findet. Sie characterisirt sich dadurch, dass das Oberblatt sich nicht erst so weit verlängert, dass durch blosse Ausbreitung oder wulstartige Erhebung der Ränder desselben alle Blattglieder gebildet werden können, sondern dass letztere während des Wachsthums des Oberblattes durch eine partielle Zellenbildung in der Masse desselben höckerartig hervorgebildet werden. Wenn also, wie z. B. bei *Vicia pisiformis*, die Fiedern in der Richtung von der Basis nach der Spitze zu gebildet werden (basifugaler Typus) so beginnt, nach der Trennung des Blattgrundes von dem Oberblatte das letztere sich von der Axe zu entfernen und entwickelt hierbei seine beiden Seitenränder unmittelbar unter der Spitze zu zwei cambialen, einander gegenüberstehenden Höckern (Fig. 2. p. c.). Die Spitze, ebenfalls durchaus cambial, verlängert sich nun weiter und



zugleich entstehen unmittelbar unter ihr und oberhalb der beiden zuerst gebildeten wieder zwei Erhöhungen (Fig. 1, p. d. II. p. e. II. Fig. 2. p. II. p. III.), und so wiederholt sich dies, bis alle dem betreffenden Blatte zukommenden Fiedern angelegt sind. Bei andern Richtungen der Entwicklung kommen, mutatis mutandis, ganz die nämlichen Erscheinungen vor (Fig. 10. 12. 21. 39 etc.). Erst durch weit später eintretende anatomische Ausbildung wird der centrale Theil gänzlich, wie bei gefiederten, oder nur zum Theil, wie bei handnervigen Blättern zum Mittelnerven ausgebildet.

In dem zuletzt betrachteten Falle der Spreitenbildung ist demnach diese das primäre, die Bildung des Mittelnerven das secundäre Moment der Entwicklung.

Endlich ist noch zu erwähnen, dass nicht allein die Seitenränder des Oberblattes sich zu blattartigen Ausbreitungen entwickeln können, sondern dass demselben in allen seinen Puncten die Fähigkeit zukommt, Blattglieder zu bilden. Häufig geschieht dies, wo es vorkommt, in der Art, dass aus einer die Insertionsstellen der untersten Seitenglieder verbindenden, wulstartig aufgetriebenen Transversalzone ein Theil der Spreitenglieder entsteht (vergl. Fig. 10—13 nebst den Erklärungen); nicht selten aber auch in der Weise, dass in zwei den Seitenrändern parallelen Vertikallinien eine secundäre Blattgliederreihe entwickelt wird (Fig. 25.  $\alpha'$   $\beta'$   $\gamma'$   $\delta'$   $\epsilon'$   $\zeta'$   $\eta'$ ). Auf die erstere Art entstehen besonders schildförmige Blätter (auch manche andere, wie die von manchen *Oxalis*, *Lupinus*, *Geranium*) und gewisse Arten von Stipellen; der letztere Fall kommt bei den Blättern mancher Umbelliferen, wie *Libanotis*, *Ferula* etc. und ebenfalls bei einigen Stipellen vor.

Betrachten wir nun die Reihenfolge, in welcher sich die Blattglieder entwickeln, oder die Entwicklungstypen derselben.

Schon *Steinheil* hatte gefunden, dass hierbei eine Verschiedenheit vorkommt, und hatte zwei Haupttypen aufgestellt, den centrifugalen und den centripetalen. Nach dem ersteren sollen sich nach *Steinheil* die zusammengesetzten Blätter entwickeln, nach dem letzteren die einfachen. Das Wesen des centrifugalen Typus besteht darin, dass die diesem Typus folgenden Blätter sich an der Basis (Centrum) zuerst, an der Spitze zuletzt entwickeln, dass also die Blattglieder um so jünger sind, je näher sie der Spitze stehen; das Wesen der centripetalen in dem umgekehrten Verhalten der Blattglieder, die hier um so jünger sind, je näher sie der Basis stehen.

*Schleiden* und nach ihm *Mercklin* nahmen hiergegen nur einen einzigen Entwicklungstypus an, nämlich den (nach der Definition *Steinheil's*) centripetalen, der in der Art sich zeigen soll, dass nach und nach alle Blattglieder aus der Axe hervorgebildet werden, und



zwar die an der Spitze stehenden zuerst, die an der Basis stehenden zuletzt, wonach also die Nebenblätter, resp. die Basis des Blattstiels die jüngsten Theile des ganzen Blattorgans sein mussten. Auf diese Art der Entstehung gründete *Schleiden* seine bekannte Definition des Blattes. *Schleiden* hat dies, nach ihm allgemein gültige Gesetz an der Entwicklung des Blattes von *Pisum sativum* nachzuweisen versucht; meine Beobachtungen an dieser Pflanze widersprechen den seinigen direct; das Blatt von *Pisum* folgt dem centrifugalen Typus. *Mercklin's* Untersuchungen sind ungleich genauer, als die von *Schleiden*, aber unglücklicherweise hat er meist Blätter mit centripetalem Entwicklungstypus untersucht und ist so zu der Ansicht gelangt, dass dieser Typus der allein vorkommende sei.

Nach der Ansicht *Nägeli's* müssen sich dagegen alle Blätter nach centrifugalem Typus entwickeln, wie *Nägeli* dies auch an *Aralia spinosa* durchgeführt hat.

*Trécul* endlich hat gezeigt, dass sowohl *Schleiden* als *Nägeli* bis zu einer gewissen Grenze Recht haben, nämlich dass es sowohl Blätter giebt, die sich nach dem einen, als auch solche, die sich nach dem andern Typus entwickeln, dass daher keiner dieser Typen der allein vorkommende ist und dass überhaupt die Entwicklung der Blattglieder weit mannichfaltiger ist, als man bisher glaubte. Auch zeigte *Trécul*, dass sich ganz ähnliche Blattgestalten oft nach gänzlich verschiedenen Typen bilden und dass selbst die Zugehörigkeit zu der nämlichen Familie, ja sogar zu derselben Gattung in vielen Fällen keinen Anhaltspunct giebt, den Entwicklungstypus eines Blattes apriorisch zu bestimmen.

*Trécul* hat 4 Haupttypen aufgestellt, nach welchen die Entwicklung aller Blattgestalten vor sich gehen soll. Diese sind: 1) der basipetale Typus (Formation basipète). Die Blattglieder entwickeln sich von der Spitze nach der Basis zu, so dass diejenigen am jüngsten sind, welche der Basis am nächsten stehen. 2) Der basifugale Typus (F. basifuge). Die Blattglieder entwickeln sich von der Basis nach der Spitze zu und sind um so jünger, je näher sie der letzteren stehen. 3) Der parallele Typus (F. parallèle). Die Blattglieder entstehen sämmtlich gleichzeitig zwischen Basis und Spitze und sind daher alle von gleichem Alter. *Trécul's* Darstellung und Anwendung dieses Typus ist etwas verworren, indem er z. B. hierher auch das Gramineenblatt zieht, und zwar deshalb, weil in gleicher Höhe über der Basis die anatomische Ausbildung durch die ganze Spreite hindurch gleichförmig ist. In der Wirklichkeit ist jedoch die Entwicklung dieses Blattes durchaus basipetal, indem die Theile desselben um so jünger sind, je näher sie der Basis stehen. 4) Der gemischte Typus (F. mixte). Hierunter rechnet *Trécul*



alle die Entwicklungserscheinungen, welche sich in die 3 anderen Typen nicht einregistriren lassen. Als Charakter desselben giebt er jedoch an, dass sich die Blattglieder von einem zwischen Basis und Spitze gelegenen Punkte nach beiden Polen in ab- und aufsteigender Ordnung entwickeln, also an Spitze und Basis gleichalterige, und zwar die jüngsten, in der Mitte die ältesten Glieder sich befinden.

Von diesen 4 Typen *Trécul's* kann ich nur die beiden ersten, den basipetalen und basifugalen adoptiren, weil sie allein jede Zweideutigkeit ausschliessen. Ehe ich jedoch zur Erörterung und Definirung der übrigen von mir beobachteten Entwicklungstypen übergehe, will ich noch Folgendes vorausschicken.

Wenn von einem Entwicklungstypus der Blattglieder die Rede sein und man nicht von vorneherein in ein unentwirrbares Chaos von Verschiedenheiten und Unbestimmtheiten gerathen soll, so darf man zunächst nur jedesmal die Glieder ein und derselben Ordnung ins Auge fassen und hat alsdann für diese den Entwicklungstypus zu ermitteln. Hierbei wird man von den Gliedern der I. Ordnung ausgehen. Ist dies geschehen, so betrachte man die Glieder der II. Ordnung und ermittle für diese zuerst den Typus, nach welchem sich die aus je einem Gliede der I. Ordnung entstehenden Glieder der II. Ordnung anlegen und sodann den Typus, nach welchem sich ihre Gesammtheit an der Gesammtheit der Glieder I. Ordnung entwickelt. Für die Glieder III. Ordnung wird man in der nämlichen Weise drei Punkte festzustellen haben, nämlich 1) die Entwicklung der aus je einem Gliede II. Ordnung entstehenden Glieder III. Ordnung für sich. 2) Den Entwicklungstypus ihrer Gesammtheit an der Gesammtheit der aus je einem Gliede I. Ordnung entstandenen Glieder der II. Ordnung und 3) den Entwicklungstypus ihrer Gesammtheit an den Gliedern II. Ordnung bezogen auf die Gesammtheit der Glieder I. Ordnung. In ähnlicher Weise wird man auch bei den Gliedern höherer Ordnungen verfahren, und nur auf diese Weise kann mit wenigen Worten die vollständige Entwicklungsgeschichte einer Blattgestalt charakterisirt werden, was sonst vielleicht mit der umständlichsten und mühseligsten Beschreibung nicht gelingen würde. Dagegen sind auch solche einfache Angaben, wie man sie bei *Trécul* findet, z. B.: »das Blatt dieser oder jener Pflanze folgt dem basifugalen oder basipetalen etc. Typus«, zu unbestimmt und deswegen unbrauchbar. Nehmen wir z. B. den Fall, man habe ein doppeltgefiedertes Blatt, bei welchem die Fiedern der II. Ordnung auch ihrer Entstehung nach Glieder der II. Ordnung wären und es sei angegeben, dies Blatt entstünde nach basifugalem Typus, so weiss man damit so viel, als gar nichts. Was entwickelt sich denn an diesem Blatte nach basifugalem Typus, bloss die Glieder I. Ordnung oder



bloss die der II., oder beide zugleich, und ist alsdann die Entwicklung der Glieder II. Ordnung an jedem einzelnen Gliede I. Ordnung basifugal, oder erfolgt sie im Allgemeinen von unten nach oben und ist dabei an jedem einzelnen Gliede I. Ordnung basipetal, oder erfolgt die Entwicklung der Gesamtheit der Glieder II. Ordnung im Allgemeinen von oben nach unten und ist sie dabei an jedem einzelnen Gliede der I. Ordnung basifugal? Dies Alles aber sind Fragen, die bei der Darstellung der Entwicklungsgeschichte einer Blattgestalt erledigt werden müssen und die durch die einfache Angabe, dass sich das Blatt nach basifugalem Typus entwickle, nicht im Geringsten beantwortet sind. Dagegen wird eine Angabe, wie: der Entwicklungstypus der Glieder I. Ordnung (die hier die Spindeln der secundären Fiedern sind) ist basifugal, der der Glieder II. Ordnung sowohl für sich an jedem einzelnen Gliede der I. Ordnung, als auch in ihrer Gesamtheit bezogen auf die Gesamtheit der Glieder I. Ordnung ebenfalls basifugal, die Entwicklungsgeschichte der betrachteten Blattgestalt hinlänglich charakterisiren.

Die Entwicklungstypen der Blattglieder verschiedener Ordnungen sind unabhängig von einander. Dies findet sowohl in der Weise Statt, dass die aus je einem Gliede einer beliebigen Ordnung entspringenden Glieder der nächsthöheren Ordnung an diesem ersteren einem andern Entwicklungstypus folgen, als die Glieder dieser Ordnung für sich oder in Bezug auf die Gesamtheit der Glieder der Ordnung, aus welchen sie entstanden sind, als auch ferner so, dass der Typus ihrer Gesamtheit an der Gesamtheit der Glieder der nächst niederen Ordnung ein anderer ist, als der der letztern (ebenfalls in doppelter Weise). Welche unendlichen Variationen hier möglich sind, braucht kaum erwähnt zu werden. Jedoch sind diese Verhältnisse meistens einfacher, als es nach dem Vorstehenden den Anschein hat. In der Regel richtet sich nämlich die Gesamtanlage der Glieder einer beliebigen Ordnung in der Art nach dem Typus der Glieder der nächst vorhergehenden Ordnung, dass die dieser Ordnung angehörigen älteren Glieder die Entwicklung der Glieder der höhern Ordnung auch zuerst beginnen. Letztere schreitet nun an den übrigen der nächst niederen Ordnung angehörenden Gliedern so weiter, dass dieselben in der Reihenfolge, wie sie entstanden sind, auch an der Bildung der Glieder der höhern Ordnung Antheil nehmen. Doch ist dies nur ein überwiegend häufiger Fall und keineswegs ohne Ausnahmen. Die Entwicklung der Glieder der höhern Ordnung für sich folgt jedoch weit häufiger einem andern Typus, als die der Glieder der Ordnung, woraus jene entstehen.

*Trécul* hat alle diejenigen Blätter, bei welchen er Verschieden-



heiten in den Entwicklungstypen der einzelnen Ordnungen gefunden hatte, unter seine Formation mixte zusammengebracht, wodurch jedoch nichts Bestimmtes über den Entwicklungsgang ausgesagt wird. Ich kann daher diesen »gemischten« Typus nicht annehmen, und weiss mir eben nicht anders zu helfen, als auf die oben angegebene Weise, nämlich für jede Ordnung den Typus der Glieder für sich und den Typus ihrer Gesamtheit an den Gliedern der vorhergehenden Ordnung, resp. Ordnungen, besonders anzugeben.

Um aber nun für die Glieder derselben Ordnung alle Typen, welche ich beobachtet habe, mit hinreichender Schärfe durch je ein einziges Wort angeben zu können, werde ich folgende Bezeichnungen gebrauchen: 1) Basifugal und 2) Basipetal (z. B. an Fig. 39. 40. Fig. 7. a. a.) in dem von *Trécul* gebrauchten Sinne. 3) Divergent (Fig. 52. 53. I. II. etc.); die Glieder derselben Ordnung entwickeln sich von einem zwischen Basis und Spitze gelegenen Punkte gleichzeitig nach beiden Enden hin (also *Trécul's* Formation mixte im reinsten Sinne). 4) Convergent; das Gegentheil des divergenten Typus, wo also die Glieder von Spitze und Basis aus sich gleichzeitig nach einem in der Mitte zwischen beiden Polen gelegenen Punkte hin entwickeln; ein seltner und nur in secundärer Weise vorkommender Fall. 5) Simultan; die Glieder entwickeln sich zwischen Basis und Spitze gleichzeitig. 6) Ternirend (Fig. 4. 5. a. b. b. Fig. 28. Fig. 42. 43. 50. 51. Fig. 55. 56. 57.); es werden von einem Gliede niederer Ordnung nur zwei einander gegenüberstehende Seitenglieder gebildet; das Glied niederer Ordnung zerlegt sich also in drei Glieder höherer Ordnung; ein sehr häufiger Fall, welchen *Mercklin* und *Trécul* zum basipetalen Typus gezogen haben; man kann ihn aber mit demselben Rechte zu jedem anderen Falle ziehen, und ich habe ihn deswegen von den übrigen Typen getrennt.

Alle diese Typen beziehen sich nur auf die Gliederung des Randes des Oberblattes, resp. der Glieder der verschiedenen Ordnungen. Wie oben erwähnt, kommen jedoch auch Fälle vor, in welchen die Innenfläche des Oberblattes an der Blattbildung Theil nimmt. Dies kann geschehen auf einer die Insertionsstellen der untersten Seitenglieder verbindenden Transversallinie, so dass alsdann sämtliche Blattglieder der ersten Ordnung (es wäre auch denkbar bei höhern Ordnungen) mehr oder minder in einen Kreis gestellt erscheinen. Dieser Typus, den ich als 7) cyclisch bezeichnen will, kommt besonders bei der Entwicklung der schildförmigen Blätter vor (Fig. 10. 11. 12. 13.). Mit Rücksicht auf die Ordnung, in welcher die Glieder dieses Kreises sich bilden, muss man wieder zwischen mehreren Unterarten unterscheiden, die ich als cyclischen Typus mit basipetalem, basifugalem, divergentem u. s. w. Charakter bezeichnen



will. — Der zweite beobachtete Fall, in welchem die Innenfläche des Oberblattes an der Gliederbildung Theil nimmt, äussert sich, wie oben bemerkt, in der Weise, dass auf beiden Seiten der Medianlinie Vertikalreihen von Blattgliedern entstehen, die den Reihen der Randglieder parallel sind. Man kann diesen Typus 8) parallel nennen (natürlicherweise nicht in *Trécul's* Sinne) und muss auch hier die Bezeichnungen »mit basifugalem etc. Charakter« gebrauchen.

Andere Entwicklungstypen sind weder von mir, noch von den frühern Beobachtern bemerkt worden; dass solche jedoch noch vorkommen können, will ich bei der grossen Mannichfaltigkeit in der Entwicklung der Blattgestalten nicht im Geringsten bezweifeln.

Ich will nun in dem Folgenden versuchen, die Entwicklungsgeschichte einer Reihe von Blattgestalten durch Anwendung der oben charakterisirten Bezeichnungen darzustellen, wodurch umständliche und weitläufige Beschreibungen, zu denen in dieser Arbeit ohnehin kein Raum ist, erspart werden: <sup>15)</sup>

1) Glieder I. Ordnung basifugal.

Glieder II. und höherer Ordnungen (wo solche vorhanden sind) ebenfalls basifugal, sowohl für sich, als in Bezug auf die Gesamtheit der Glieder der niedern Ordnungen:

*Galega officinalis*, *Vicia pisiformis*, *Pisum sativum*, *Astragalus* und wahrscheinlich alle Papilionaceen mit ächt gefiederten Blättern. Die Begoniaceen. *Seseli Hippomarathrum*, *Daucus*, *Conium*, *Cicuta*, *Helosciadium inundatum*, *nodiflorum*, *Heracleum Sphondylium* (*Aegopodium Podagraria*; eigentlich ternirend); *Ammi*, *Eryngium*, und wahrscheinlich die meisten Umbelliferen mit zusammengesetzten Blättern. *Mahonia fascicularis*\*, *aquifolium*, *Staphylea pinnata*, *Ruta graveolens*, *Spiraea Lindleyana*\*, *sorbifolia*\*; *Gleditschia inermis*, *Gleditschia ferox*\*, *triacanthos*\*, *horrida*\*; *Ailanthus glandulosa*; *Rhus typhinum*; *Acaciae spec.* (mit einfach und doppelt gefiederten Blättern), *Mimosae* und *Edwardsiae spec.*; *Jasminum officinale*; *Tilia grandifolia*\* (in den Nervaturen nach *Trécul*).

2) Glieder I. Ordnung basipetal.

α) Glieder II. und höherer Ordnungen (wo solche vorkommen) ebenfalls basipetal für sich und für die Glieder aller niedern Ordnungen:

*Myriophyllum*, *Ceratophyllum*, *Reseda undata*, *Reseda alba*, *lutea*; *Rosa canina*, *tomentosa*, *arvensis*\* etc., *Potentilla reptans*,

---

15) Die mit \* bezeichneten Pflanzen sind nicht von mir untersucht, sondern aus den citirten Abhandlungen, besonders der von *Trécul*, hierher gezogen worden.



*P. anserina*, *P. Tormentilla* und wahrscheinlich alle *Potentillen* mit zusammengesetzten und getheilten Blättern; *Sanguisorba officinalis*; *Poterium Sanguisorba*, *Valeriana*, *Cephalaria*, *Scabiosa*, *Succisa*\*; *Melianthus major*, *Helleborus foetidus*. *Gramineen*, *Cyperaceen*, *Scitamineen*, *Liliaceen*, *Najadeen*, *Orchideen*\*, *Typhaceen* und wahrscheinlich die Blätter aller *Mono-cotyledonen* mit Ausnahme der *Palmen*.

- β) Glieder der II. Ordnung für sich basifugal, jedoch basipetal in Bezug auf die Gesammtheit der Glieder I. Ordnung. Glieder der III. Ordnung basifugal für sich und in Bezug auf die Glieder II. Ordnung; dagegen basipetal in Bezug auf die Glieder I. Ordnung:

*Acer platanoides*, *Pseudo-Platanus* und wahrscheinlich auch die übrigen *Acer*-Arten.

- 3) Glieder I. Ordnung divergent.

Glieder II. und höherer Ordnungen (wo solche vorhanden) für sich basifugal, in Bezug auf die Glieder I. Ordnung divergent, und zwar der Reihenfolge der Glieder I. Ordn. sich anschliessend:

*Cynara Scolymus*, *Centaurea Scabiosa*, *alpina*\*, *Achillea*, *Pyrethrum*, *Anthemis*, *Taraxacum*\* und wahrscheinlich noch viele zusammengesetzte oder gelappte Blätter der *Synanthereen*. — Bei dieser Familie scheinen jedoch mehrfache Variationen in Bezug auf die Entwicklungstypen der Glieder höherer Ordnungen vorzukommen; doch mangelt es mir an genauen Untersuchungen.

- 4) Glieder I. Ordnung simultan.

Glieder II. Ordnung (und höherer) für sich und in Bezug auf die Glieder der niederen Ordnungen ebenfalls simultan:

*Chamaerops*, *Chamaedorea*, *Geonoma* etc. und wahrscheinlich die zusammengesetzten Blätter aller *Palmen*. (Nach *Trécul*, v. *Mohl* und *Karsten*.)

- 5) Glieder der I. Ordnung ternirend.

- α) Alle Glieder aller höhern Ordnungen (wo solche vorhanden) ebenfalls ternirend:

*Trifolium*, *Baptisia*, *Cytisus*, *Fragaria* und überhaupt alle einfach und mehrfach dreizähligen Blätter (wenn man die Serraturen nicht als Gliederung betrachtet, die in der Regel nach basipetalem Typus entstehen); *Nandina domestica*\*, *Aquilegia vulgaris*, *Thalictrum aquilegifolium*, *Isopyrum thalictroides*\*, *Paeonia Moutan*\* etc.

- β) Glieder II. Ordnung ternirend; bei allen folgenden Ordnungen oder einigen derselben nur der Mittellappen (in einigen Fällen



auch noch ein Seitenlappen) der jedesmaligen Ternation der höchsten Ordnung ternirend:

*Aralia spinosa\**, *japonica*; *Thalictrum flavum*, *vaginaturn*, *glau- cum* und viele andere *Thalictrum*arten.

- γ) Glieder II. Ordnung für sich als Bifurcation an den untern Rändern der Seitenlappen der Ternation I. Ordnung erscheinend (basifugal-bifurkirend) (Fig. 4. b. β. Fig. 29. 30. 44. 54. II. b.); Glieder höherer Ordnungen, wo solche vorhanden sind, jedesmal als neue Bifurcation des unteren Zweiges der Bifurcation der nächst vorhergehenden Ordnung erscheinend. Ser- ratur für sich und in Bezug auf die Gesammtheit der Glieder aller niedern Ordnungen basipetal:

*Liquidambar styraciflua*, *Platanus*, *Passiflora*, *Aesculus Hippo- castanum* (Benjamin<sup>16</sup>), *Pavia\**, *Ranunculus tuberosus*, *hede- raceus*, *aquatilis*, *aconitifolius* und wahrscheinlich alle *Ranun- culus*arten mit handnervigen Blättern; *Anemone silvestris* etc., *Aconitum Lycoctonum*, *Napellus*, *Stoerkeanum*; *Helleborus odoratus\**, *purpurascens\**, *niger* etc. (Doch gehört z. B. *Helle- borus foetidus* dem Entwicklungstypus 2. α an.)

- 6) Glieder I. Ordnung cyclisch.

- α) Mit basipetalem Charakter. Glieder der II. und höheren Ordnungen für sich und in Bezug auf die Gesammtheit der Glieder der nächst niedern Ordnungen basipetal (bei *Geranium* ternirend):

*Ricinus communis*, *Tropaeolum*, *Geranium*, *Lupinus*, *Nelumbium\**, *Umbilicus\**, *Oxalis Deppei\**, *tetraphylla*, *lasiandra\** (wahr- scheinlich die meisten schildförmigen Blätter).

- β) Mit simultanem Charakter.

*Podophyllum peltatum* (*Trécul*).

- γ) Mit divergentem Charakter.

*Drosera rotundifolia*, *intermedia* und wahrscheinlich auch die übrigen *Drosera*arten. Die Drüsenbildung an den Gliedern I. Ordnung folgt dem convergenten Typus.

- 7) Glieder I. Ordnung parallel.

- α) Mit basifugalem Charakter. Glieder aller höhern Ordnungen durchaus basifugal.

*Ferula Ferulago*, *Libanotis*, *Foeniculum* und wahrscheinlich noch andere Umbelliferen. (In gewisser Weise sind auch hier- her zu rechnen *Robinia*, *Indigofera* u. a. Vergl. den Abschnitt über Stipellen.)

16) L. Benjamin, morphologische Entwicklungsgeschichte des Blattes von *Aesculus Hippocastanum*. Bot. Zeitung 1849. Stück 25.



β) Mit basipetal-cyclischem Charakter in den Gliedern I. Ordnung.

*Spiraea lobata* (Trécul).

In dieser Mannichfaltigkeit der Entwicklungstypen und der Unabhängigkeit derselben von einander an den Gliedern der verschiedenen Ordnungen liegt ebenfalls ein, wenn auch negativer Unterschied der Entwicklung des Blattes von der der Axe. Wollen wir den Entwicklungstypus der verschiedenen Ordnungen der Axenglieder mit einem von der Entwicklung der Blattgestalt hergenommenen Ausdrucke bezeichnen, so haben wir für die Axe eine durchgreifend basifugale Entwicklung der Glieder aller Ordnungen, sowohl für sich, als auch in Bezug auf die Gesammtheit der Glieder der niedern Ordnungen, ein Fall, der zwar auch beim Blatte vorkommt, jedoch bei ihm nicht der herrschende ist.

Die aus dem Vorstehenden gewonnenen Resultate und hauptsächlichsten Unterschiede der Entwicklung des Blattes von der der Axe lassen sich in folgenden Punkten vereinigen:

- 1) Das Blatt entsteht frei an der Axenspitze und umfasst vor jeder Gliederung einen der Insertionsstelle des fertigen Blattes proportionalen Theil des Axenumfangs (Primordialblatt).
- 2) Aus dem Primordialblatte entwickeln sich alle Theile des fertigen Blattes und nicht aus der Axe.
- 3) Das Primordialblatt gliedert sich sogleich nach seiner Anlage in einen stationär verbleibenden Basaltheil (Blattgrund) und in einen sich weiter entwickelnden Spitzentheil (Oberblatt).
- 4) Aus dem Blattgrunde entwickeln sich die Nebenblattorgane.
- 5) Aus dem Oberblatte entwickelt sich die Spreite und der Blattstiel, oder nur einer dieser beiden Theile.
- 6) Wo an einem Blatte Spreite und Stiel vorhanden sind, bildet sich der Blattstiel erst, nachdem die Spreite begonnen hat, sich zu gliedern.
- 7) In der Regel wird kein Blattglied einer höhern Ordnung früher angelegt, ehe alle Blattglieder der nächst niedern Ordnung fertig gebildet sind. (Ausnahmen machen einige Umbelliferen und Synanthereen.)
- 8) Die Ordnungen der Blattglieder entwickeln sich bei verschiedenen Blättern nach verschiedenen Typen.
- 9) Die Entwicklungstypen der Blattglieder der verschiedenen Ordnungen eines und desselben Blattes sind unabhängig von einander.
- 10) In einem gewissen Stadium der Blattentwicklung hört das Wachsthum durch Zellenbildung auf (mit vielleicht alleiniger Ausnahme des Blattes (?) von *Guarea*). Das Blatt ist daher ein morphologisch begrenztes Organ.



Es würde zu voreilig sein, eine auf vorstehende Resultate basirte Definition des Blattes zu geben, da die Untersuchungen, aus denen jene gewonnen sind, zu wenig Blattorgane und diese zu unvollkommen umfassen.

### III.

#### Ueber die „freien“ seitenständigen Stipulae.

»Freie« seitenständige Stipulae, oder gewöhnlich sogenannte Nebenblätter sind nur gestielten oder stielartig entwickelten Blättern der Dicotyledonen eigen. Bei Monocotyledonen und den sitzenden Blättern der Dicotyledonen fehlen dieselben.

Man versteht unter denselben »blattartige Organe, welche zu beiden Seiten am Grunde des Blattstiels sitzen, meist von gleicher Substanz, wie die Blätter, aber in Gestalt und Grösse von diesen sehr oft verschieden sind«. (*Bischoff*, botan. Terminologie. Bd. I.)

Die hauptsächlichsten Ansichten und Arbeiten über die Stipulargebilde will ich im Folgenden kurz aufzählen, ohne mich jedoch auf eine detaillirte Darstellung und Kritik derselben näher einzulassen.

*Bischoff*<sup>1)</sup> betrachtet die Nebenblätter als die Ränder des »latenten« Blatttheils, welche sich unmittelbar bei dessen Scheidung vom Stamme in besondere Scheiben ausbreiten. Hieraus erklärt er den Mangel an Knospen in ihren Achseln, ihre Nervatur und ihre meist schiefe oder halbirte Gestalt. Einen Nachweis seiner Ansicht durch die Entwicklungsgeschichte giebt *Bischoff* nirgends.

*Regel*<sup>2)</sup> hat eine specielle Arbeit über die Nebenblätter geliefert. Er unterscheidet zwischen stipularer und eigentlicher Blattbildung und hält die Stipelbildung für das Primäre, die Blattbildung dagegen für das Secundäre. Ueberall, wo keine unterscheidbare Stipulae vorhanden sind, nimmt daher *Regel* an, dass das Blatt selbst Stipularbedeutung habe. So hält er z. B. auch die Cotyledonen für eine Stipularbildung. Der Zweck der Stipulae ist nach ihm der von Schutzorganen. Seine Arbeit ist von wenig morphologischem Interesse, da die Beobachtungen zum grössten Theil ungenau und leicht zu widerlegen sind, ein Umstand, der von der Methode seiner Untersuchung (Durchschnitte, die hier sehr leicht Veranlassung zu Täuschungen geben) herrührt.

1) *Bischoff*, Allgemeine Botanik. Bd. I. pag. 177.

2) *Regel*, Beobachtungen über den Ursprung und den Zweck der Stipeln, in der *Linnaea* 1843. pag. 193—235.



*Schleiden*<sup>3)</sup> nimmt an, dass die nebenblattähnlichen Organe der Monocotyledonen (Ligularbildungen, die nicht zu den freien seitenständigen Stipeln gehören) entstanden durch mechanische Hervordrängung der Ränder eines eine Knospe umschliessenden Blattes durch das rasche Hervorwachsen der ersteren. Bei den Dicotyledonen, soll nicht selten ein ähnliches Verhältniss Statt finden. Diese hervorgedrückten Ränder sollen dann als eigenthümlicher Anhang auf der Mitte des Blattes (ligula), als häutige Ausdehnung der Ränder des untern Theiles desselben (vagina), oder als Läppchen an der Basis des Blattes (stipulae) sich zeigen. »Ueberall ohne alle Ausnahme sind sie ihrer Entwicklungsgeschichte zufolge Theile des an seiner Basis besonders entwickelten Blattes und dem Wesen nach durch alle Phanerogamen ganz dasselbe Gebilde, wenn sie auch der Erscheinungsweise nach mannichfach variiren.«

Nach *Schleiden*'s Darstellung entstehen die Nebenblätter stets nach der Anlage der Blattspreite und des Stiels; warum? ist schwer einzusehen, da nach *Schleiden* ja nur ein rein mechanischer Process die Ursache jeglicher Nebenblattbildung ist und es aus seiner Auseinandersetzung nicht hervorgeht, warum dieser stets an diejenigen Stufen gebunden sein soll, in welchen der übrige Theil der Blattgestalt fertig angelegt ist.<sup>4)</sup>

*Mercklin* (a. a. O.) betrachtet die Stipeln als grundständige Fiedern und lässt sie, seiner Ansicht über die Entwicklung der Blattgestalt überhaupt zufolge, zuletzt von allen Theilen des Blattes entstehen. Seine Darstellung der Entwicklungsgeschichte der Ligula stimmt in den Hauptpuncten mit der *Schleiden*'s überein.

*Trécul*, im Anhang zu seinem Mémoire sur la formation des feuilles (formation des stipules), fasst alle nebenblattartigen Organe unter die drei Formen der lateralen, axillären und extrafoliaren Stipula zusammen. Er giebt für eine Reihe von Pflanzen die Entwicklungsgeschichte der Stipeln, meist sehr accurat, doch ohne leitendes Princip. — Bei basifugaler Entwicklung lässt er die Stipulae vor den Gliedern I. Ordnung, bei basipetaler vor den untern und in einigen Fällen sogar vor den obern entstehen.

3) *Schleiden*, Grdz. der wissensch. Botanik. II. Aufl. Bd. II. pag. 183 sqq.

4) Der betreffende Abschnitt in *Schleiden*'s Werk ist übrigens so unklar, dass man nur aus wenigen Stellen die wahre Ansicht des Verfassers, die freilich etwas sehr befremdend ist, erkennen kann. Abgesehen davon, dass die Unrichtigkeit derselben durch jede Entwicklungsgeschichte nachgewiesen wird, ist es mindestens auch höchst unwahrscheinlich, dass Organe, die in einer solchen Verbreitung und Formenmannichfaltigkeit vorkommen, wie die Nebenblätter, durch bloss mechanische Verdrängung oder Zerreißung einer Gewebeparthie entstehen sollten.



Ich wende mich zu meinen eigenen Untersuchungen.

Wie im Obigen erläutert worden ist, zerfällt das Anlagestadium des Blattes, das Primordialblatt, sogleich nach seiner Entstehung in zwei in ihrem ferneren Verhalten von einander unterschiedene Regionen, den stationären Blattgrund und den vegetativen Spitzentheil, das Oberblatt. Der Blattgrund nimmt eine mehr oder weniger breite Zone längs der ganzen Basis des Primordialblattes ein und seine Basis ist somit der Insertionsstelle des fertigen Blattes sammt dessen Nebenblattorganen proportionirt. Er charakterisirt sich dadurch, dass er keinen Antheil an der Spreiten- und Stielbildung mehr nimmt und sein Längenwachsthum schon sehr frühe abschliesst. In den meisten Fällen ist die anatomische Ausbildung des Blattgrundes der des Spitzentheils in den spätern Entwicklungszuständen weit voraus und sein Gewebe in einer scharfen Linie gegen das trübe, cambiale Gewebe des Oberblattes, besonders zur Zeit der Blattstielbildung, abgegrenzt. (So z. B. sehr ausgezeichnet bei *Liquidambar styraciflua*, *Rosa canina*, *Acer*, *Helleborus foetidus*, den *Ranunculus*-arten, *Umbelliferen*, *Synanthereen* etc.) (Fig. 4. 24. 48. B. F.)

Aus diesem Blattgrunde entwickeln sich die Stipularorgane, und zwar durch blattartige Ausdehnung seiner Ränder. Entwickeln sich bloss die Seitenränder des Blattgrundes zu blattartigen Ausbreitungen, so entstehen die sogenannten freien seitenständigen Stipeln und die in dem folgenden Abschnitt aufgeführten Bildungen; nimmt dagegen auch noch der die Grenze zwischen Blattgrund und Oberblatt bildende Rand und zwar, wie es stets der Fall ist, auf der Innenfläche des Blattorgans Theil an dieser blattartigen Entwicklung, so entstehen die in dem IV. Abschnitt zu besprechenden Formen, wie die *Ochrea* u. s. w.

Die Entstehung der Stipulae aus dem Blattgrunde ist das wesentlichste Moment zu ihrer Charakterisirung. Sie sind diesem zufolge stets als wirkliche Theile des Blattes, an dessen Grunde sie stehen, zu betrachten und nicht als besondere, den Blättern coordinirte Gebilde, weshalb auch der Name »freie« Nebenblätter eigentlich unpassend ist. Es erklärt sich hieraus der Mangel an Knospen in ihren Achseln, ihre dem Mittelnerven meist parallele Nervatur und ihre meist schiefe oder halbirte Gestalt.

Die wesentlichste Eigenschaft des Blattgrundes, nach seiner Begrenzung durch den Beginn der Entwicklung des Oberblattes sich nicht weiter durch Neubildung von Zellen in die Länge zu entwickeln, sondern während der ganzen weiteren Ausbildung des Oberblattes stationär zu verbleiben, giebt eine einfache und ungewungene Erklärung der steten Grundständigkeit der Nebenblätter und des steten Mangels einer, wenn auch noch so kurzen Stielbildung zwischen ihnen.



und der Insertionsstelle des Blattes. Da ferner der Blattgrund und das Oberblatt zufolge ihres entgegengesetzten Verhaltens in dem Entwicklungsgange der Blattgestalt wesentlich von einander verschiedene Theile sind, so sind auch ihre Gliederungen nicht morphologisch gleichwerthig und es ist daher eine Definition der Nebenblätter als grundständiger Fiedern, wie sie *Mercklin* und Andere gegeben haben, unzulässig.

Die Anlage der Stipulae, d. i. ihre bei ihrem ersten Sichtbarwerden sich zeigende Gestalt, ist bei den Blättern, bei welcher die Entwicklung der Blattglieder I. Ordnung durch ächte, successive Höckerbildung aus der Masse des Oberblattes vor sich geht (bei welchen die Spreite das Primäre, der Mittelnerv das Secundäre ist), der Anlageform der Blattglieder I. Ordnung durchaus ähnlich und die Stipulae sind meist nur durch ihre Stellung von jenen zu unterscheiden, ein Umstand, der auch *Schleiden* in der Darstellung der Entwicklungsgeschichte des Blattes von *Pisum sativum* verleitet hat, die Stipulae für die obersten Fiedern zu halten. Ganz in derselben Weise, in welcher die Anlage der Glieder I. Ordnung bei derartigen Blättern vor sich geht, erfolgt auch die Anlage der Stipeln. (Fig. 1 und 2. st. b. c. d. e. Fig. 4. 5. 10—14. st. Fig. 50. st. c und d.) Der Blattgrund entwickelt an jedem seiner Ränder einen cambialen, bleichen Höcker, der bei dem Wachsthum des Blattes ebenfalls mehr und mehr zunimmt und nicht selten der Entwicklung der Blattglieder so rasch voraneilt, dass man in nicht ganz jungen Stufen oft durch die relative Grösse der einzelnen Theile verleitet werden kann, die Stipulae für weit älter zu halten, als sie wirklich sind, wie es z. B. *Trécul* bei *Rosa arvensis* ergangen ist. In andern Fällen bleiben sie jedoch auch oft so in der Entwicklung hinter den Blattgliedern zurück, dass man bei späteren Stufen leicht in den umgekehrten Fehler verfallen kann, wie z. B. bei *Glycyrrhiza glabra*, *Indigofera* *Dosoua* u. a.

Die Selbständigkeit der Stipularbildung gegenüber der Bildung der Spreitenglieder spricht sich namentlich in der Zeit ihrer Entstehung aus. Letztere ist variabel, jedoch, wie es scheint, innerhalb gewisser Grenzen. Diese sind der Moment der Gliederung des Primordialblattes in Blattgrund und Oberblatt als untere und der Beginn der Bildung der Spreitenglieder II. Ordnung als obere Grenze.

Was zunächst die Zeit der Entstehung der Stipulae bei solchen Blättern anbelangt, welche ihre Blattglieder durch Höcker und nicht durch Saumbildung entwickeln, so fällt dieselbe somit mit der Periode der Entwicklung der Glieder I. Ordnung zusammen, und zwar stets in der Art, dass die Stipeln mindestens vor dem Auftreten der Glieder II. Ordnung in der Anlage vorhanden sind. (Fig. 4 und 5. st.



28 — 30. st.) Diese Gleichwerthigkeit der Entstehungsperioden von Stipulargebilden und Spreitengliedern I. Ordnung scheint durchgängige Regel zu sein; wenigstens habe ich bei allen von mir untersuchten Pflanzen nie eine Abweichung gefunden. — Innerhalb der Entwicklungsperiode der Glieder I. Ordnung ist jedoch die Zeit der Entstehung der Stipeln variabel und es können dieselben sowohl vor der Entwicklung der Glieder I. Ordnung, als auch nach und während derselben entstehen. Combinirt man diese Möglichkeiten mit den oben aufgeführten 8 Entwicklungstypen der Glieder I. Ordnung, so erhält man 24 denkbare Fälle (wenn anders diese 8 Typen überall erschöpfend sind), von denen ich jedoch nur 12 wirklich beobachtet habe, die ich im Folgenden kurz aufführen will: <sup>5)</sup>

1) Entwicklung der Glieder I. Ordnung basifugal.

a) Die Stipulae entstehen zuerst (vor den Gliedern I. Ordnung):  
*Vicia*, *Pisum*, *Lathyrus*, *Astragalus*, *Galega*, *Indigofera* und wahrscheinlich alle Papilionaceen mit ächt gefiederten Blättern, deren Glieder durch Höckerbildung entwickelt werden. *Staphylea pinnata*, *Spiraea Lindleyana*\*, *sorbifolia*\*, *Gleditschia ferox*\*, *triacanthos*\*, *horrida*\*, *inermis*. *Acacia*, *Mimosa*, *Begoniaceae*. *Mahonia aquifolium*, *fascicularis*.\*

b) Die Stipulae entstehen zuletzt:

Viele Umbelliferen mit zusammengesetzten Blättern, wie *Heraclium Sphondylium*, *Eryngium Spina-alba*, *Aegopodium Podagraria*, *Seseli Hippomarathrum*, *Chaerophyllum aureum*, *Helosciadium* etc. (bei den Umbelliferen wahrscheinlich in allen den Fällen, wo nicht über 5 oder 6 Glieder I. Ordnung vorhanden sind).

c) Die Stipulae entstehen während der Entwicklung der Glieder I. Ordnung (vor dem Auftreten der II. Ordnung):

Manche Umbelliferen, wie *Daucus*, *Conium*, *Cicuta*, *Selinum* (wahrscheinlich in den Fällen, wo über 5 — 6 Glieder der I. Ordnung vorhanden sind).

2) Entwicklung der Glieder I. Ordnung basipetal.

a) Die Stipulae entstehen zuerst:

*Bombax pentaphylla*\*. Hort. par.

b) Die Stipulae entstehen zuletzt:

---

5) Ich habe hier Pflanzen aufgezählt, welche keine eigentlichen Nebenblätter, sondern Organe besitzen, deren stipulare Natur im Folgenden erst bewiesen werden soll, wie bei *Platanus*, *Melanthus*, den Umbelliferen, *Ranunculaceen* etc. Es ist dies der Vollständigkeit wegen und um Wiederholungen zu sparen, geschehen und mag deshalb Entschuldigung finden. Das einigen Namen beigefügte \* bedeutet, dass diese Pflanzen nicht von mir untersucht, sondern aus den Untersuchungen *Tréculs* angezogen sind.



Rosa canina, tomentosa etc. Sorbus, Potentilla reptans, anserina, Tormentilla etc. Melianthus major.

c) Die Stipulae entstehen während der Entwicklung der Glieder I. Ordnung.

Poterium Sanguisorba; Sanguisorba officinalis.

3) Entwicklung der Glieder I. Ordnung ternirend.

a) Die Stipulae entstehen zuerst:

Phaseolus vulgaris (vielleicht noch manche andere Leguminosen mit 3 zähligen Blättern). Passiflora. Vitis vulpina. Humulus.

b) Die Stipulae entstehen zuletzt:

Trifolium, Baptisia, Cytisus und wahrscheinlich noch viele Papilionaceen mit 3 zähligen Blättern; Fragaria, einige Oxalis; Thalictrum, Ranunculus, Aquilegia, Anemone; Aralia, Liquidambar, Platanus etc.

4) Entwicklung der Glieder I. Ordnung cyclisch.

A. Mit basipetalem Charakter.

a) Die Stipulae entstehen zuerst:

Geranium, Lupinus, Ricinus, Oxalis Deppei\*, tetraphylla, lasiandra\* und wahrscheinlich alle mehr als 3 blätterigen, mit Nebenblättern versehenen Oxalideen (Trécul).

B. Mit divergentem Charakter.

a) Die Stipulae entstehen zuerst:

Drosera.

5) Entwicklung der Glieder I. Ordnung parallel.

A. Mit basifugalem Charakter.

a) Die Stipeln entstehen während der Entwicklung der Glieder I. Ordnung:

Libanotis, Foeniculum, Ferula und wahrscheinlich noch andere Umbelliferen.

B. Mit basipetal-cyclischem Charakter.

a) Die Stipulae entstehen zuerst:

Spiraea lobata\*.

Die Fälle 1. a und 3. b scheinen demnach die häufigsten zu sein.

Anders, als es hier der Fall war, verhält sich die Entstehung der Stipulae bei denjenigen Blättern, welche ihre Spreite auf die erste im Obigen beschriebene Art entwickeln (bei denen die Bildung des Mittelnerven der der Spreite vorausgeht). Wenn ein solches Blatt mit Nebenblättern versehen ist, so sind dieselben überall weit früher vorhanden, als an der erst später entstehenden Spreite die Blattglieder sichtbar werden. Die Entwicklung derselben in diesen Fällen ist sehr einfach. Wenn das Primordialblatt als ein ring- oder sichelförmiger Wulst angelegt ist, so beginnen zu gleicher Zeit, sowohl der centrale Theil, als auch die beiden äussersten seitlichen Regionen



sich von der Axe zu entfernen, während die zwischen dem Centrum und den beiden seitlichen Ausbreitungen gelegenen Parthieen zurückbleiben und (durch eine sie verbindende Transversallinie) den Blattgrund begrenzen. Das Blatt hat in diesem Zustande die Gestalt einer tief dreitheiligen Scheibe. Der centrale Theil, anfangs mit den Stipellappen gleichartig, giebt sich bald durch grössere Dicke und Länge (Fig. 6) (mitunter sind jedoch auch die Stipulae weit länger und derber, z. B. bei *Quercus*) als Oberblatt zu erkennen, während die Stipeln sich mehr blattartig ausbreiten oder verschiedene Umgestaltungen erleiden. An dem Oberblatte tritt alsdann erst die Spreitenbildung in Gestalt eines zarten, durchscheinenden Saumes oder eines erhabenen Wulstes an beiden Seitenrändern auf, vollständig von der Spitze bis zum Blattgrunde herablaufend. Oft entwickeln sich aus diesem Saume zunächst die Spreitenglieder und dann erst schiebt sich der Blattstiel zwischen Blattgrund und unterstem Spreitengliede ein (*Robinia*, *Astragalus alopecuroides*, *Quercus*, *Reseda*, Fig. 6—9), oder es entsteht der Blattstiel unmittelbar nach der Saumbildung, bevor noch die Spreitenglieder gebildet sind, welche sich alsdann während der Entwicklung des Blattstiels aus ersterer hervorbilden (*Ficus*, *Magnolia*, *Liriodendron*, Fig. 35. 36. 37.).

Bei diesen Blättern sind also die Stipulae stets früher entwickelt, als die Spreitenglieder der I. Ordnung, diese mögen sich nun nach basipetalem (*Quercus*, *Reseda*) oder nach basifugalem (*Robinia* etc.) oder irgend einem andern Typus bilden.

Der Zweck der »freien« seitenständigen Stipulae scheint in sehr vielen Fällen der eines Schutzorgans zu sein; dass es jedoch nicht immer so ist, beweist die Entwicklungsgeschichte der Stipeln von *Lathyrus Nissolia*, *Coronilla varia*, *Glycyrrhiza glabra*, *Desmodium paniculatum*, *Indigofera Dosoua*, *Acacia dealbata* u. a., bei welchen die Stipulae sehr klein und zahnförmig sind und auch in der Anlage in einem annähernd ähnlichen Verhältnissen auftreten. — In den Fällen, in welchen die Stipulae Schutzorgane sind, sind sie oder der Blattgrund in der Regel auch später beträchtlich entwickelt, z. B. bei *Lathyrus Aphaca*, *Pisum sativum*, (*Melanthus major*) u. a. — Entweder beschützen die Stipulae das Blatt, zu dem sie gehören, oder sie umschliessen das nächst jüngere Blatt nebst der Knospe. Im ersteren Falle sind sie entweder im Verhältniss zum jungen Blatte von bedeutender Grösse, so dass dieses zwischen ihnen eingeschlossen werden kann (*Tilia*, *Ulmus*, *Quercus*, manche *Papilionaceen*), oder das Blatt ist spiralg eingerollt und dadurch auf einen solchen Raum beschränkt, dass es die Stipulae einzuhüllen vermögen (*Galega*, *Lathyrus*, *Orobus*). Das Einschliessen des Blattes zwischen die Stipulae scheint auf zweierlei Weise zu geschehen, nämlich entweder durch



Zusammenlegen der Stipeln mit ihren innern (Bauch-) Seiten (Papilionaceen u. a., Fig. 31), oder die Stipulae schliessen so zusammen, dass die eine das Blatt mit dem Rücken, die andere mit der Bauchseite berührt, die drei Theile also übereinander, nicht nebeneinander liegen, wie bei *Tilia*, *Ulmus*, *Quercus* (Fig. 32).

*Trécul* (a. a. O.) giebt an, dass in allen Fällen, in welchen die Stipeln vollkommen seitenständig und mit dem Blattstiele nicht verbunden seien, dieselben ihr eigenes Blatt einhüllten, dass jedoch auch Fälle vorkämen, in welchen mit dem Blattstiel verbundene Stipeln ihr eigenes Blatt umschlössen, wie bei *Oxalis Deppei*, *tetraphylla*, *lasiandra* und wahrscheinlich allen zwiebeltragenden *Oxalis*arten. — *Trécul* versteht hier offenbar unter der Verbindung der Stipulae mit dem Blattstiele einen auffälligeren Zusammenhang beider Organe (*stipulae adnatae*), denn ein Zusammenhang derselben ist ja zufolge der Entwicklung stets vorhanden; aber auch unter dieser Voraussetzung ist obige Behauptung nicht durchgreifend, wie dies die Nebenblätter der *Acacien*, *Mimosen*, vieler *Papilionaceen* und anderer Pflanzen beweisen.

Der zweite Fall, in welchem die Stipulae das nächst jüngere Blatt, resp. die ganze Knospe einschliessen, ist der bei weitem häufigere und findet sich bei den meisten Pflanzen, die mit einigermaßen ausgebildeten, nicht ihr eigenes Blatt umschliessenden Stipeln versehen sind. Ihnen reihen sich an die erst im Folgenden zu besprechenden Scheiden- und Tutenformen der *Umbelliferen*, *Polygoneen*, *Magnoliaceen* etc.

### III.

#### Secundäre Veränderungen. „*Stipulae adnatae*“.

##### Scheidenbildungen der *Dicotyledonen*.

In Folge späterer Ausbildung gehen mit lateralen Stipeln, welche sich in der Anlage wie freie Blättchen verhalten, mancherlei Veränderungen vor, welche sich zum Theil in einem Formenkreise bewegen, der die wirkliche Bedeutung der entstandenen Bildungen als seitenständiger Stipulae nicht zweifelhaft macht. Zum Theil sind jedoch die Veränderungen der Art, dass man den Charakter der hervorgegerufenen Gestalten nicht mehr aus diesen selbst erkennen kann und für nöthig befunden hat, dieselben unter besonderen Bezeichnungen von den eigentlichen Nebenblättern zu trennen. Diese Trübung des ursprünglichen Charakters geschieht auf zweierlei Weise; entweder



tritt noch ein der Entwicklung »freier« lateraler Stipulae fremdartiges Moment hinzu, nämlich die Theilnahme der innern Fläche des Primordialblattes (der oberen Grenze des Blattgrundes) an der Bildung des betreffenden Organs, ein Fall, der im IV. Abschnitt dieser Arbeit besonders behandelt werden soll; oder zweitens, es tritt dieser Umstand nicht ein und die Verschiedenheit des gebildeten Organs von lateralen Stipulis beruht alsdann entweder nur auf einer mehr oder minder bedeutenden Veränderung der angelegten Form oder auf Verhältnissen, welche schon bei der Anlage besonders modificirend mit einwirkten.

Betrachten wir zunächst diejenigen Fälle, in welchen die spätern Veränderungen so unbedeutend sind, dass sie den Charakter der durch sie hervorgerufenen Bildungen als seitenständiger Stipulae noch deutlich erkennen lassen.

Unter die hauptsächlichsten Veränderungen durch anatomische Ausbildung gehört die Verdornung. Verdornete Stipulae finden sich z. B. bei *Robinia Pseudacacia*, bei einigen *Acacien*, z. B. *Acacia armata*, *paradoxa*, *cornigera*, *Giraffae*, einigen *Astragalus*, *Capparis spinosa* etc. — Die Stipulardornen verhalten sich bei diesen Pflanzen in der Anlage durchaus wie gewöhnliche, später blattartige Stipulae, sind von keiner besonders auffallenden Consistenz und erleiden erst in sehr späten Entwicklungsstadien, nämlich beim Aufbrechen der Knospe und der unmittelbaren Preisgebung gegen atmosphärische Einflüsse die oben genannte Veränderung. Sie sind daher nicht als Epidermoidalbildungen anzusehen, von welchen sie sich auch leicht durch das Vorhandensein von Gefässbündeln unterscheiden.

Mannichfaltigere Veränderungen, als durch die anatomische Ausbildung, werden durch Verwachsungen der Stipulae untereinander hervorgerufen.

Wenn die Stipulae bloss untereinander verwachsen, ohne dass irgend ein anderer Theil des Blattes noch an der Verwachsung Theil nimmt, so bleibt in der Regel der Charakter des also gebildeten Organs und die Art seiner Entstehung noch hinlänglich deutlich. So sehen wir z. B. bei *Humulus Lupulus* oder bei *Coffea arabica*, *Richardsonia scabra* etc. zwischen den Insertionsstellen der beiden opponirten, in ihren Achseln knospentragenden Blätter, jederseits ein kleines, oft häutiges, knospenloses Blatt stehen und können leicht an der gespaltenen Spitze desselben oder durch mannichfaltige Uebergangsstufen von einem völlig einfachen bis zu zwei durchaus getrennten Blättchen die Bedeutung und die Art der Entstehung desselben als Verwachsungsproduct zweier zu den Hauptblättern gehörigen Stipulae erkennen. In den angeführten Fällen tritt die Verwachsung, wenn dieselbe fast oder ganz vollständig ist, schon ausserordentlich



frühe ein und man muss oft bis auf die allerjüngsten Entwicklungsstufen zurückgehen, um die Stipeln noch als getrennte Blättchen zu erkennen. Bei den oben genannten und einer ganzen Reihe anderer Pflanzen aus den Familien der Cinchonaceen und Rubiaceen unterliegt die Nebenblattnatur der verwachsenen, zwischen den Hauptblättern stehenden Blättchen keinem Zweifel; der Mangel an Knospen in ihren Achseln, ihre geringe Grösse im Verhältniss zu der der Hauptblätter, ihre meist häutige Textur oder sonstige Ausbildung sind hinlänglich sichere Zeichen.

Bei vielen andern Rubiaceen, z. B. bei *Galium*, *Rubia*, *Asperula* ist die wahre Bedeutung der knospenlosen Blätter jedes Blattwirtels noch ein Gegenstand des Streites. Bei diesen Pflanzen stehen eine Anzahl von vollkommen ähnlich ausgebildeten Blattorganen auf gleicher Höhe im Wirtel, bei *Rubia* z. B. zwischen den Zahlen 4 und 6, bei *Galium* meist von 4—8 variirend. Die Blättchen jedes einzelnen Wirtels unterscheiden sich dadurch von einander, dass nur zwei einander opponirte Blättchen desselben Knospen in ihren Achseln tragen; die knospentragenden Blättchen eines benachbarten Wirtels sind mit diesen gekreuzt. Die übrigen Blättchen sind zwar mit den ersteren von gleicher Textur, Grösse und scheinbar untereinander und mit diesen coordinirt, sind aber knospenlos. Die Entwicklung eines solchen Blattwirtels ist kurz folgende: Der ganze Wirtel entsteht als ein völlig gleichförmiger, sehr schmaler Ring um die Axenspitze, und dieses Stadium ist das des Primordialblattes. (Fig. 14. a. a'.) Zunächst beginnen nun zwei einander diametral gegenüberliegende Regionen dieses letztern in der Gestalt von zwei cambialen, ziemlich grossen Höckern die Anlagen zweier einander opponirten Blätter zu bilden (Fig. 15 — 19. a. a'.) und etwas später beginnen auch die zwischen diesen beiden liegenden Ränder des Primordialblattes in einer zu der ersteren senkrechten Richtung, sich zu zwei flachen Höckern zu entwickeln, so dass alsdann der Wirtel die Gestalt einer an den Ecken abgerundeten rautenförmigen Scheibe hat. (Fig. 15. Fig. 16 bis 19.) Der grosse Durchmesser des benachbarten Wirtels kreuzt sich mit dem des nächst untern oder obern. Die beiden ersten Blattanlagen entfernen sich jetzt rasch von der Axe, in ihren Achseln entstehen später die Knospen und gemäss der Entstehung kreuzen sie sich mit denselben Theilen der benachbarten Wirtel. Die die stumpfen Winkel der rautenförmigen Scheibe einnehmenden wulstigen Parthieen zerlegen sich, während die beiden ersten Blattanlagen sich rasch vergrössern, in je zwei von einander getrennte Höcker (Fig. 14. 15. 18. 19. st. b. und b'.), die nun entweder ein selbständiges Wachsthum zeigen und sich zu Blättchen entwickeln, die den knospentragenden Blättern gleichgestaltet sind, durch welches getrennte Wachsthum



die 6 gliederigen Wirtel entstehen; oder die beiden Blättchen verschmelzen im Laufe der Entwicklung wieder zu einem einzigen durch Ausfüllung der Bucht zwischen ihnen mit Zellgewebe (Fig. 15. st. b. und st. b'. bei y.), wodurch, wenn es auf beiden Seiten der Fall ist, der 4 gliederige, wenn nur auf einer, der 5 gliederige Wirtel entsteht. Immer und in allen Fällen ist der Wirtel in seinen Jugendzuständen (mindestens) 6 gliederig und es findet hier im Verlaufe der spätern Entwicklung eine ächte Verwachsung ursprünglich von einander getrennter Glieder Statt. In den Achseln dieser zuletzt entstandenen Blättchen finden sich auch in den jüngern Zuständen niemals Knospen.

Durch vorstehende Entwicklungsgeschichte, die ich ausführlich mittheilen zu müssen glaubte, ist nun zunächst die morphologische Ungleichwerthigkeit der Glieder desselben Wirtels dargethan. Während bei einem Wirtel von völlig coordinirten Gliedern diese alle gleichzeitig entstehen, wie bei den Labiäten, bei Phlox, Myriophyllum (Fig. 20. Die mit den gleichen Zahlen bezeichneten Theile gehören dem nämlichen Wirtel an.) Hippuris etc., so waren hier die beiden knospentragenden Blätter die zuerst entstandenen und z. B. bei *Rubia tinctorum* schon beträchtlich entwickelt, wenn die knospenlosen Blätter eben erst angelegt wurden. (Fig. 18 und 19. st. b und st. b'.) Es sind hiernach nur zwei Annahmen möglich; entweder sind je zwei der zuletzt entstandenen Blättchen die Stipulae des Hauptblattes, oder wir haben es mit zwei opponirten 3 theiligen Blättern zu thun. Die Anlage eines 3 theiligen Blattes geht nun, wie bei *Trifolium*, *Baptisia*, *Phaseolus* etc., in der Art vor sich, dass die centrale Region des Primordialblattes, das Oberblatt, sich von der Axe entfernt und dabei aus sich selbst zwei seitliche Glieder in Gestalt von Höckern entwickelt (vergl. Fig. 50. c. und d.). Da nun hier die Seitenlappen nicht aus dem centralen Theile, sondern aus einer durch eine schmale, sich nicht weiter entwickelnde (d. h. stationäre) Zone von jenem ersteren getrennten Seitenparthieen entstehen, so glaube ich die zuletzt entstandenen, später knospenlosen Blättchen für die Stipulae des zuerst entstandenen knospentragenden Blattes erklären zu müssen und stütze mich hierbei noch auf die Analogie mit den unbezweifelt stipularen Gebilden bei den Cinchonaceen, die, wie ich bei *Richardsonia scabra* und *Coffea arabica* untersucht habe, durchaus auf die nämliche Weise entstehen.

Einige Schwierigkeiten scheinen sich dieser Erklärung dadurch entgegenzustellen, dass bei manchen Rubiaceen, wie bei einigen *Galium*- und *Asperula*-arten, mehr als 6 gliederige Blattwirtel vorkommen. So z. B. bei *Galium Mollugo*. Die Entwicklungsgeschichte zeigt uns hier Folgendes: Wenn die zuletzt entstehenden Blättchen eben als zwei von einander getrennte Höcker angelegt sind, so erhebt sich in



vielen Fällen das zwischen ihnen liegende Zellgewebe, anstatt durch gleichmässige Erhebung die Bucht zwischen den beiden Höckern auszufüllen (wodurch die 4- oder 5 gliederigen Wirtel entstehen, wie oben gezeigt worden ist), separat zu einem neuen, von den beiden benachbarten getrennten Höcker und dieser bleibt meist frei und bildet sich zu einem den übrigen gleichgestalteten Blättchen aus. Mitunter entwickelt sich dieser Höcker nur auf einer Seite (Fig. 16. y.) (7 gliederiger Wirtel), oft auch auf beiden Seiten (8 gliederiger Wirtel, Fig. 17 b. b'.) <sup>1)</sup>. Im Ganzen selten sind die Fälle, in welchen diese zuletzt entstandene Anlage mit einem oder mit beiden benachbarten Blättchen verwächst, wodurch wieder 4-, 5-, 6- oder 7 gliederige Wirtel entstehen können; doch habe ich eine solche Verwachsung beobachtet. Ich trage um so weniger Bedenken, diese Erscheinung als eine Wiederholung der Stipularbildung, eine mehrfache Gliederung der Ränder des Blattgrundes zu betrachten, als eine dieser ganz analoge Bildung auch bei *Richardsonia scabra* (vielleicht auch bei *Cephaëlis Ipecacuanha*) Statt findet, wodurch die mehrfach zerschlitzte stipula interpetiolaris dieser Pflanze entsteht. Auch bei noch andern Pflanzen kommt eine sehr ähnliche Doppelstipelbildung vor, z. B. bei *Vicia pisiformis*, (cf. Fig. 2. st. b. st. c. st. d.  $\alpha$  u.  $\beta$ ) *tenuifolia*, *americana*, *villosa*, *dumetorum*, *Gerardi*, *silvatica* etc.

Bei zerstreuten oder alternirenden Blättern kommen ebenfalls Verwachsungen der Stipulae unter einander vor, so z. B. häufig auf der dem Blatte entgegengesetzten Seite der Axe. Beispiele liefern *Onobrychis sativa*, *Trifolium montanum*, *Astragalus assurgens*, *A. Cicer*, *A. Onobrychis*, *A. falcatus*, *Hedysarum caucasicum*, *Desmodium strictum* etc. und auch besonders ausgezeichnet *Ricinus communis*. Bei diesen Pflanzen entsteht das Blatt als ein die Axe völlig umschliessender, an einer Seite gewöhnlich etwas aufgetriebener Ring. Aus diesem Ringe, dem Primordialblatte, entwickeln sich Stipeln und Spreite und zwar erstere in der Gestalt freier Blättchen ganz auf die gewöhnliche Weise. Im Verlaufe der weitem Entwicklung verwachsen die einander zugewandten Ränder dieser freien Blättchen mit einander auf der dem Blatte gegenüberliegenden Seite der Axe entweder ganz vollständig, wie es z. B. bei *Ricinus* die Regel ist, oder in der Art, dass die Spitzen noch getrennt bleiben, wie bei den *Astragalus*arten. Eine Verwachsung mit der Axe findet also hier

1) Durch ein Versehen des Lithographen, welcher die Buchstaben in die Zeichnungen eintrug, ist bei der Fig. 17. y an die Stellen gesetzt worden, an welchen in den vorhergehenden Figuren b und b' stand. Desgleichen ist a. a', b und b' an die verkehrten Stellen gekommen. Man wird sich jedoch leicht durch die vorhergehenden Figuren orientiren können.



nicht Statt, dagegen eine ächte Verwachsung der Stipulae unter einander.

Bei allen diesen im Obigen betrachteten Verwachsungserscheinungen der in der Anlage freien seitenständigen Stipulae waren letztere bloss untereinander zufolge ihrer spätern Entwicklung vereinigt. Ein ausserordentlich häufiger Fall ist nun noch der, in welchem die Stipeln auf eine kürzere oder längere Strecke mit dem Blattstiele verbunden zu sein scheinen. Man bezeichnet solche Stipeln gewöhnlich als *Stipulae adnatae*, ein Ausdruck, welcher auf der Vorstellung einer wirklichen Verwachsung in Folge der spätern Entwicklung der beiden ursprünglich von einander getrennten Theile, Stipeln und Blattstiel, beruht. Eine solche Verwachsung kommt aber, soweit sich meine Beobachtungen erstreckt haben, niemals vor, obwohl ich die Möglichkeit derselben nicht bestreiten will. Doch ist mir letztere darum sehr unwahrscheinlich, weil in allen von mir beobachteten Entwicklungsgeschichten der verschiedenartigsten Blattgestalten der Blattstiel stets erst dann gebildet wurde, wenn die Stipulae schon eine so beträchtliche Grösse und Entwicklung hatten, dass eine Verwachsung, die nur in sehr jugendlichen Zuständen eintreten kann, mindestens sehr unwahrscheinlich, bei vielen ganz unmöglich war. Die ganze Erscheinung der sogen. *Stipulae adnatae* beruht auf nichts anderem, als auf einer, bei vielen Pflanzen vorkommenden und in unzähligen Uebergängen bis fast zum Verschwinden sich abstufoenden besonders auffallenden Entwicklung jenes stationären Basaltheils, den ich als Blattgrund bezeichnet habe, und die *Stipulae adnatae* sind ihrer Entwicklungsgeschichte zufolge nichts weiter, als dieser Blattgrund, die freien Zähne die blattartigen Ausbreitungen desselben, also die eigentlichen Nebenblätter. Es lässt sich die Richtigkeit dieser Behauptung überall mit leichter Mühe nachweisen, wo nur solche *Stipulae adnatae*, die man eher *Stipulae procerae* oder *St. prominentes* nennen könnte, vorhanden sind, z. B. bei vielen *Lupinus*- und *Trifolium*-arten, wie *Trif. badium*, *alpestre*, *incarnatum*, *pannonicum*, *rubens*, *Potentilla*, *Rosa* und vielen andern Pflanzen. (Fig. 10. 56. 57.)

Mitunter ist, wie z. B. bei *Trifolium rubens*, *badium*, *incarnatum*, *Ononis rotundifolia* etc., in den jüngern Zuständen der Blattgrund sammt den Stipeln im Verhältniss zur Blattspreite weit kleiner, als es beim ausgebildeten Blatte der Fall ist, doch alsdann durch beträchtliche Dicke und Derbheit ausgezeichnet. Das spätere Wachsthum durch Zellenausdehnung kehrt jedoch dies Verhältniss wieder um und es erscheinen alsdann die Stipulae am fertigen Blatte nicht nur weiter am Blattstiele hinaufgerückt, sondern ihre Consistenz ist hierdurch auch verändert und sie erscheinen nun als eine häutige,



flügelartige Ausdehnung der Blattstielbasis. Dass der *petiolus alatus* jedoch nicht immer Stipularbedeutung hat, wie *Schleiden* meint, zeigt z. B. *Lathyrus silvestris*. Weit häufiger ist jedoch die der ersteren gerade entgegengesetzte Erscheinung, nämlich die, dass in den jüngern Zuständen der Blattgrund gegenüber dem Spreitentheile ungleich entwickelter ist, als beim fertigen Blatte. Auch hier verwandelt das Wachsthum durch Zellenausdehnung dies Verhältniss meistentheils wieder in das umgekehrte. So z. B. bei *Liquidambar*, *Rosa*, *Geranium*, einigen *Lupinus*, *Poterium*, *Sanguisorba* u. a. (Fig. 4. 5.)

Eine grosse Verbreitung haben die sogenannten Scheidenbildungen. Viele derselben sind nichts anderes, als besondere Modificationen der sogenannten *Stipulae adnatae*, doch haben auch viele nichts mit der Nebenblattbildung gemein, wie z. B. die Scheiden der *Monocotyledonen*. *Schleiden* glaubt zwar, dass sie alle eines Ursprungs seien und dass eine Unterscheidung zwischen *Vagina petiolaris* und *V. stipularis* auf einer Verkennung der Entwicklungsgeschichte beruhe. Doch ist hiervon nur das richtig, dass man, ohne sich um die Natur des betreffenden Organs zu kümmern, beide Begriffe durcheinander geworfen hat. Dass jedoch eine solche Unterscheidung gerechtfertigt ist, will ich im Folgenden, und zwar zunächst bloss für *dicotyledonische* Pflanzen zu zeigen versuchen. Die *Monocotyledonen* müssen für jetzt ausgeschlossen bleiben.

Unter den bei uns verbreiteteren Familien findet sich die Stipularscheide am ausgezeichnetsten bei den *Umbelliferen* und *Ranunculaceen* entwickelt. Die hier (meist nur bei zusammengesetzten oder handnervigen Blättern) vorkommenden Scheidenbildungen stellen sich als mehr oder minder häutige Ausbreitungen am Grunde des Blattstiels dar, die von diesem unter einem bald spitzern, bald stumpfern Winkel deutlich abgesetzt sind. Nur selten ist letzteres nicht der Fall und die Scheide »verläuft« alsdann stetig in den Blattstiel. Ihre obern Enden bilden meist abgerundete Läppchen, welche in manchen Fällen mit einander und auch wohl mit der Innenfläche des Blattorgans verbunden sind (*Foeniculum*, *Cicuta*). Die Grösse des ganzen Scheidenorgans, wie auch die der freien Enden, ist sehr variabel.

Verfolgt man die Entwicklungsgeschichte der Scheide eines *Umbelliferen*blattes, etwa von *Chaerophyllum*, *Heracleum*, *Seseli*, *Foeniculum* etc., die bei allen *Umbelliferen*, die ich untersucht habe, in den Hauptpunkten völlig die nämliche ist, so findet man Folgendes:

Wenn das entstehende Blatt einen der Insertionsstelle entsprechenden Antheil am Axenumfange erreicht hat (gewöhnlich die Axe völlig umschliesst), so beginnt der centrale Theil sich rasch zu verlängern und während seines Wachsthums die Glieder I. Ordnung



nach basifugalem oder parallel-basifugalem Typus zu bilden (Fig. 21. 25.). Die ersten (untersten) Glieder entwickeln sich dabei in einer solchen Höhe über der Basis, dass an letzterer eine verhältnissmässig breite Zone in dem Anlagezustand verbleibt (Fig. 21 — 23). Diese Zone bildet den Blattgrund. Sind bei einem Blatte nur wenig Glieder I. Ordnung vorhanden (z. B. bei *Heracleum*, *Aegopodium*), so beginnt die Scheidenbildung unmittelbar nach der Anlage derselben, sind deren jedoch mehr vorhanden (*Ferula*, *Libanotis*), so tritt dieselbe schon während deren Entwicklung ein (etwa nach der Anlage der 4—6 ersten Glieder), aber stets vor der Anlage der Glieder II. Ordnung. Sie äussert sich in der Weise, dass die beiden seitlichen Ränder des Blattgrundes sich aus ihrem bisherigen Ruhezustand herausheben und sich allmählich erheben (Fig. 23. st.), eine zarte, cambiale, hyaline, hier und da streifige Beschaffenheit annehmen, kurz sich zu Höckern entwickeln, die sich von den Fiederanlagen in den meisten Fällen durch nichts weiter unterscheiden, als dass sie eine grössere Breite besitzen und grundständig sind; oft auch noch dadurch, dass sie durch einen weniger scharfen Winkel von den Fiedern, als jene untereinander, getrennt sind. Sie verhalten sich in dieser Gestalt durchaus wie sogenannte *Stipulae adnatae*, deren Ursprung und Anlageform durchaus derselben Art ist. — Die weitere Entwicklung ist ebenso einfach. Die beiden höckerartig gehobenen Ränder wachsen immer mehr und mehr, nähern sich dabei einander und schliessen endlich so zusammen, dass sie eine hut- oder kapuzenartige Form bilden, in welcher die Axenspitze mit den jungen Blattanlagen völlig eingeschlossen ist (*Aegopodium*, *Foeniculum*, Fig. 24. st.), oder sie lassen noch einen schmalen Spalt, aus welchem die Spitze des nächst jüngern Blattes hervorragt (*Chaerophyllum* etc.) Eine vollkommene Verwachsung der beiden Hälften findet hierbei niemals Statt und nur in einzelnen Fällen vereinigen sich die beiden äussersten Spitzenenden mit einander, mitunter auch noch mit der Innenfläche des Blattgrundes, wodurch ein der Ligula der Scitamineen gar nicht unähnliches Gebilde entsteht, z. B. bei *Foeniculum*, *Cicuta*. Die letztere Erscheinung tritt jedoch erst spät ein und hat, da die mit der Innenseite verbundenen Blattspitzen in den Jugendzuständen frei sind, nichts mit den im folgenden Abschnitt aufgeführten Bildungen gemein.

Während dieses im Obigen beschriebenen Processes nimmt die Ausbildung der Spreite ihren regelmässigen Fortgang. Es entwickeln sich nach und nach die Glieder der höhern Ordnungen, und zwar nach in jeder Beziehung basifugalem Typus. Der Blattstiel erscheint nach der Anlage aller dem fertigen Blatte zukommenden Theile und schiebt sich einfach zwischen Blattgrund und Spreite ein. Sein cam-



biales, durchscheinendes Gewebe ist gegen das weit entwickeltere des Scheidentheiles und der Spreite scharf abgegrenzt (Fig. 24) und geht nur auf der Rückseite allmählich in das des Blattgrundes über. Hier findet meist noch ein nachträgliches starkes Dickenwachsthum Statt, mit welchem das auf der Innenseite nicht gleichen Schritt hält, wodurch es kommt, dass am ausgebildeten Blatte die Spitzen der Scheide eine Strecke weit auf die Innenfläche des Blattstiels fortgerückt erscheinen.

Im Knospenzustande ist die Scheide stets dick und fleischig; später wird sie in vielen Fällen durch starke Ausdehnung häutig oder membranös. (Angelica, Heracleum).

Meistentheils bleibt in den spätern Stadien die Scheide unter demselben Winkel gegen den Blattstiel abgesetzt, als es in der Knospe der Fall war, wie bei allen überhaupt deutlich vom Blattstiel abgesetzten Scheiden, z. B. bei *Foeniculum*, *Ferula*, *Aegopodium* etc.; mitunter aber tritt noch ein (secundäres) Moment hinzu, welches bewirkt, dass dieser ursprünglich scharfe Winkel verwischt wird und der Blattstiel nun stetig in die Scheide übergeht, die alsdann als eine häutig verbreiterte Blattstielbasis, als ein *petiolus alatus* erscheint, z. B. bei *Eryngium Spina-alba*. Es beruht diese Erscheinung auf einer erst in sehr späten Zuständen eintretenden Saumbildung des Blattstiels über seine ganze Länge hin. Diese häutige Ausbreitung nimmt nach der Basis hin an Breite zu und verfließt mit den beiden vor dieser Saumbildung meist unter einem Winkel von  $100 - 110^\circ$  gegen den oft schon  $2 - 2\frac{1}{2}$  Zoll langen Blattstiel abgesetzten Lappen der Scheide so continuirlich, dass eine Grenze zwischen dem durch Stipularbildung und dem durch die Hautsaumbildung entstandenen Antheil der Scheide nicht bemerkt werden kann. Ich habe bei der genannten Pflanze den Antheil, den die eigentliche Stipularbildung an dem gesammten Hautsaume des »Blattstiels« nimmt, durch Vergleichung einer Reihe von genauen Messungen der aufeinanderfolgenden Stufen auf  $\frac{1}{10} - \frac{1}{12}$  bestimmt, während die übrigen  $\frac{9}{10}$  resp.  $\frac{11}{12}$  auf die secundäre Saumbildung des Blattstiels kommen.

Auf eine ganz analoge Weise, als die Scheide der Umbelliferen, entwickelt sich auch die Scheide der Ranunculaceen und wahrscheinlich alle bei Dicotyledonen vorkommenden, vom Blattstiel deutlich abgesetzten Scheidenbildungen. (Ueber die Entwicklung der Ranunculaceenscheide vergl. Fig. 26—30 und Fig. 55—60 nebst den Erklärungen.)

Erinnern wir uns an das Wesen der Stipularbildung, wie ich es im II. Abschnitte dargestellt habe, so kann es hiernach nicht mehr zweifelhaft sein, dass die betrachteten Scheidenbildungen mit der Stipularbildung völlig identisch sind und dass diese Formen daher mit



Recht als *vaginae stipulares* bezeichnet werden können. Es ist freilich diese Bezeichnung eine überflüssige, da ja eine bestimmte Grenze zwischen den sogenannten *stipulis adnatis* und der *vagina stipularis* nicht besteht und der ganze Unterschied beider Bildungen nur darauf beruht, dass bei ersteren die oberen Enden spitz zahnförmig, bei den letzteren abgerundet und oft sehr klein sind.

Wir haben schon oben bei *Eryngium Spina-alba* gesehen, dass die Scheide dieser Pflanze aus zwei verschiedenartigen Theilen besteht, nämlich aus den Stipularorganen und aus einer saumartigen Ausbreitung der Blattstielränder. Diese Combination bidet den Uebergang von der *vagina stipularis* zu der *vagina petiolaris*. Der Charakter der letzteren beruht offenbar darin, dass sie bloss von dem (verbreiterten) Blattstiele und unveränderten Blattgrunde gebildet wird. Bei der Entwicklung der Petiolarscheiden verharret daher der Blattgrund in dem Anlagestadium und bildet keine Ausbreitungen seiner Ränder, die sich zu irgend einer Zeit wie Blättchen verhalten. So ist es z. B. bei den Synanthereen, bei *Helleborus*, *Clematis* und vielen andern Pflanzen der Fall.

Diese Bestimmung der Grenze zwischen Petiolar- und Stipularscheiden ist morphologisch gerechtfertigt und hinlänglich scharf, ihre Anwendung jedoch wegen der vielfachen Abstufungen in der Deutlichkeit der Entwicklungsproducte des Blattgrundes schwierig und unsicher. Die verschiedenen Blätter der nämlichen Pflanze liefern mitunter hierfür Beispiele, z. B. *Poterium Sanguisorba* und *Sanguisorba officinalis*. An den Wurzelblättern dieser Pflanzen fehlt bei scheidiger Verbreiterung des Blattstiels meist die Stipelbildung gänzlich, an den Stengelblättern zeigt letztere von unten nach oben aufsteigend alle Uebergänge durch eine schwache Stipularscheide zu einer grossen, fiederspaltigen *stipula procera* (st. petiolo adnata), die weiter nach oben sich wieder auf eine kaum merkliche, zahnförmig endende Stipelscheide reducirt. Nichtsdestoweniger muss, dem allgemeinen Charakter der Nebenblattbildung zufolge, jede Form, welche ihre Entstehung einer besondern blattartigen Entwicklung des Blattgrundes verdankt, als Stipularbildung betrachtet werden, mag dieselbe vom Typus der gewöhnlich sogenannten Nebenblätter noch so sehr abweichen; jeder Gestalt dagegen, welche auf eine hiervon verschiedene Weise entstanden ist, geht die Nebenblattbedeutung ab.



## IV.

**Totale Stipularbildung.**

Oft vom Typus des Nebenblattes abweichender, als die im vorigen Abschnitte besprochenen Erscheinungsformen der lateralen Stipula, sind diejenigen Gestalten, welche durch Theilnahme des ganzen Randes des Blattgrundes an der nebenblattartigen Ausbreitung gebildet werden. Sie sind für manche Familien charakteristisch, wie z. B. für die Magnoliaceen, Begoniaceen, Polygoneen, Moreen, Artocarpeen und Zygophylleen, bei den drei letztern nur zum Theil.<sup>1)</sup> Meist haben sie die Gestalt von Tuten (ochreae), oft bloss die zweier Nebenblätter, sind aber in beiden Fällen stets die Axe vollständig umfassend. Ich bezeichne sie als Totalstipulae.

Was man über die Entwicklung derselben kennt, ist von geringer Bedeutung. *Mercklin* giebt eine ganz ungenaue Entwicklungsgeschichte der Totalstipeln von *Liriodendron Tulipifera*; etwas richtiger ist seine Darstellung der Entwicklung der stipula interpetiolaris (wie er sie nennt) oder st. axillaris von *Melianthus major*; die Untersuchungen *Trécul's* über dieselben Punkte, sowie über die Tute der Polygoneen leiden durchweg an sehr wesentlichen Fehlern und ausser den Untersuchungen der beiden Genannten ist über diesen Punkt nichts weiter bekannt. Ein Beweis für die in fast jedem Lehrbuche der Botanik sich findende Behauptung: »Die Tute entsteht durch Verwachsung zweier seitlichen Nebenblätter« mangelt daher zur Zeit noch gänzlich; das Folgende wird zeigen, dass die Verwachsung nicht das wesentlichste Moment der Entwicklung ist.

Betrachten wir zunächst diejenigen Formen, bei welchen die grösste Annäherung an gewöhnliche Nebenblattbildung Statt findet, nämlich die Stipulae der Begoniaceen und die Tuten der Magnoliaceen. Bei den ersteren sind die Stipeln in der Knospe tutenförmig zusammengelegt, bei den letztern ist in der Knospe eine völlig geschlossene Tute vorhanden, welche durch das Aufbrechen der erstern entweder in zwei stipulae deciduae völlig aufgelöst wird, wie z. B. bei *Liriodendron*, oder ähnlich der Calyptra der Laubmoose mit in die Höhe gerissen und dabei in zwei, lateralen Stipeln entsprechende Hälften bis ganz oder fast zur Spitze zerschlitzt wird, wie dies bei einigen *Magnolia*- und *Ficus*arten der Fall ist.

Die Entwicklung ist bei *Liriodendron Tulipifera* kurz folgende:  
Das Blatt entsteht als eine höckerartige Hervorragung unter-

1) Artocarpeen und Zygophylleen besitzen, wo nicht obige Bildungen vorkommen, durchgehends seitliche Nebenblätter.



halb der Axenspitze und breitet sich rasch um letztere zu einem völlig umfassenden, an der Anfangsstelle des Wachstums aufgetriebenen Ringe aus. Die beiden das Punctum vegetationis unmittelbar einschliessenden seitlichen Ränder beginnen darauf, sich ziemlich rasch auszubreiten, zugleich in die Höhe zu richten und das Punctum vegetationis zum Theil zu bedecken. Sie sind sehr dick und derb, etwas streifig und in dieser Gestalt einer analogen Entwicklungsstufe lateraler Stipulae, z. B. der von *Passiflora*, *Vitis* etc., durchaus ähnlich. Ihr Wachsthum ist in diesem Stadium continuirlich und indem sie fortwährend in die Höhe wachsen, beginnen zugleich, zunächst die unmittelbar benachbarten und sodann immer mehr und mehr Puncte der Innenfläche des centralen Theils von aussen nach innen in einer die obern Endpunkte der Stipularwülste verbindenden Transversallinie fortschreitend, ein von dem allgemeinen Wachsthum des centralen Theils getrenntes partielles Wachsthum zu zeigen und erheben sich mit den Stipulis continuirlich verfliessend wulstartig über die Innenfläche (Fig. 33. st. bei x.), bis diese Wülste in der Medianlinie des Ganzen zusammenfliessen und mit einander verschmelzen. Der Zeitpunkt, in welchem dies Zusammenfliessen geschieht, fällt etwa mit dem zusammen, in welchem die Ränder der Stipularwülste über der Axenspitze zusammenstossen. In diesem Entwicklungsstadium erscheint die Axenspitze mit den jüngern Blattanlagen völlig überwölbt von zwei, zusammen die Schale einer Halbkugel formirenden, bis jetzt noch unverbundenen Stipeln (Fig. 34), und diese verwachsen dann in der Medianlinie des Ganzen völlig zu einer geschlossenen Tute. Die Linie, auf welcher die Innenfläche des Primordialblattes das partielle Wachsthum behufs der Tutenbildung begann, ist die Trennungslinie zwischen dem hier seine ganze innere Peripherie zur Stipelbildung verwendenden Blattgrunde und dem Oberblatte.

Letzteres durchläuft kurz folgende Entwicklungsstufen: Gleich nach der deutlichen Sonderung vom Blattgrunde durch die an dem obern Rande des letztern eintretende Stipularentwicklung, beginnt es sich cylindrisch zu runden und zugleich so zu biegen, dass es wie ein etwas gekrümmter Finger über die Axenspitze hingebogen erscheint (Fig. 34. 35.). Zu der Zeit, wo die Stipularhälften zur Tute verwachsen, beginnt die Spreitenbildung. Sie tritt in der Art auf, dass der Zapfen längs seines ganzen Randes bis herab zum Grunde jederseits einen zarten, hyalinen Saum entwickelt (Fig. 35. l.), der jedoch sehr bald und zwar noch früher, als die Lappen des fertigen Blattes in der Anlage zu erkennen sind, durch den sich zwischen ihm und dem Blattgrunde einschiebenden Blattstiel (Fig. 36. 37. p.) vom Grunde entfernt wird und alsdann als eine flossenähnliche Ausbreitung an dem mittleren Theile des oben besprochenen Zapfens



erscheint (Fig. 36. 1.). Diese Ausbreitung entwickelt sehr bald die beiden Hauptseitenlappen (Fig. 37.) und in diese treten dann gewöhnlich fünf Hauptseitennerven ein, von denen der dritte (von oben gerechnet) sich an der die Lappen trennenden Bucht in zwei Aeste spaltet (Fig. 38.). Die Spreite bedeckt alsdann die Stipeltute, indem sie über dieselbe herabgebogen ist, aber in Folge ihrer vernatio duplicativa nur auf einer Seite.<sup>2)</sup> Der zuerst entstandene fingerförmige Zapfen spielt in dem Blatte die Rolle des Mittelnerven, wie dies überhaupt den einfachen fiedernervigen Blättern eigen zu sein scheint.

Die Stipeltute verbleibt nun in der oben zuletzt beschriebenen Gestalt. Anfangs verhältnissmässig dick und von Chlorophyll angefüllt, wird sie nach und nach durch das Wachsthum der eingeschlossenen Knospe häutig und blass und wird endlich durch das Ausbrechen der letztern längs der Verwachsungslinie gespalten und in zwei häutige, sehr bald vertrocknende und abfallende Stipulae aufgelöst. —

Wie *Liriodendron*, so verhalten sich auch die übrigen Magnolien, *Ficus Carica* und wahrscheinlich auch *Ficus elastica*, mit nur wenigen Abweichungen in den Nebenpuncten.

Aehnlich ist die Entwicklung der vollständig umfassenden und daher auch zum Theil axillaren Stipeln der *Begoniaceen*. Abgesehen von der Entwicklung der Blattspreite, deren Typus im Frühern aufgeführt worden ist, bleibt die Blattentwicklung bis zu dem Momente, in welchem die Stipulae über der Axenspitze zusammenschliessen, dieselbe wie bei den *Magnoliaceen*; bei den *Begoniaceen* tritt aber hier keine wirkliche Verwachsung zur Tute ein, sondern die tutenförmig zusammenschliessenden Stipulae legen sich nur mit ihren Rän-

---

2) Die Spreitenbildung bei *Liriodendron* ist von *Mercklin* und *Trécul* ungenau dargestellt worden, indem sie eine schon vorgerücktere Stufe, in welcher die Spreite als flossenähnliche Ausbreitung an der Mitte des Hauptnerven erscheint, für die erste Stufe der Spreitenbildung gehalten haben. Es wäre nach ihrer Darstellung der Stiel früher vorhanden, als die Spreite; in der Wirklichkeit ist aber, wie ich es oben dargestellt habe, die Spreite, wenn auch nur als schmaler Saum, vor dem Blattstiel vorhanden, entsprechend der auch sonst geltenden Regel.

Was die Entstehung der Hauptseitennerven anbelangt, so hat *Trécul* dieselbe als nach divergentem Typus (*formation mixte*) vor sich gehend dargestellt, und zwar in der Art, dass der dritte Nerv (von oben) der erste wäre. Ich habe keinen Unterschied in der Zeit der Entstehung der Nerven wahrnehmen können; sie erschienen mir, wenn ich sie auch bis auf eine kaum merkliche Schattirung am Mittelnerven zurück verfolgte (Fig. 37) alle fünf völlig gleichzeitig. *Trécul* und *Mercklin* haben übrigens die Nerven in einer solchen Anzahl und Gestalt abgebildet, wie ich es nie gesehen habe.

Von *Trécul* sowohl, als von *Mercklin* ist die Entwicklung der Tute theils unvollständig, theils fehlerhaft beschrieben worden.



dern um und übereinander und werden mitunter durch abgesonderten Schleim ziemlich fest verbunden. Dass dies aber keine wirkliche Verwachsung ist, ist durch Auseinanderziehen der Stipulae leicht zu bemerken, indem sich dieselben stets in ihre zwei unversehrten Hälften theilen; bei den Magnoliaceen ist die Verwachsung zur Tute dagegen so innig, dass, wenn man dieselbe aufs Ungefähr hin zerreisst, sie in der Verwachsungslinie nicht häufiger spaltet, als in jeder andern Linie.

Mit der Entwicklung der Nebenblattgestalten der im Vorigen aufgeführten Pflanzen stimmt die Entwicklung der stipula axillaris (stipula intrafoliacea, poplitifoliaris s. anterior) von *Melanthus major* in allen wesentlichen Punkten so vollständig überein, dass ich eine detaillirte Beschreibung derselben sparen kann. Nur unterscheidet sie sich sowohl von der geschlossenen Stipulartute als von den tutenförmig zusammenneigenden Totalstipeln der Begoniaceen dadurch, dass sie auf der dem Blatte abgewandten Seite geöffnet, zwischen Blatt und Axe dagegen geschlossen ist, und zwar ist dies auch in der Knospe so der Fall. Die Entwicklung der Blattglieder erfolgt nach basipetalem Typus (Fig. 39. 40.); nach der Anlage des untersten Fiederpaares beginnen die Ränder des hier beträchtlich entwickelten Blattgrundes, sich zu starken, anfangs lateralen Stipeln zu entwickeln; die Theilnahme des obern Peripherialrandes des Blattgrundes geschieht genau auf dieselbe Weise, wie bei *Liriodendron* (Fig. 39 bei x); nur mit dem Unterschiede, dass die beiden Hälften nur zwischen Blatt und Axe und nicht auf der dem Blatte entgegengesetzten Seite in der Medianlinie des Ganzen verwachsen; auch ist die Verschmelzung der beiden Hälften schon lange vor dem Zusammenschluss über der Axenspitze erfolgt, welche letztere aus dem alsdann ringförmigen Organe, wie aus einem Mantel hervorragt (Fig. 40). Später wird sie völlig verdeckt; jedoch bleibt auf der dem Blatte gegenüberliegenden Seite der Axe ein bis fast zum Grunde gehender Spalt.<sup>3)</sup>

Die Tute der Platane verdankt ihre Entstehung einem ganz analogen Processe. Das Blatt von *Platanus occidentalis* z. B. entsteht mit einem um die ganze Axe ausgebreiteten, später an einer Seite etwas aufgetriebenen Ringe (Fig. 41. a.). Der mittlere derbere Theil entwickelt sich zur Spreite und bildet zuerst, sich rasch verlängernd die beiden obern Hauptseitenlappen (der mittlere Theil ist

3) *Trécul* hat die Entwicklung dieser seltenen Form verkehrt dargestellt. Er lässt, nachdem die Anlage lateraler Stipulae erfolgt ist, einen Transversalwulst gleichzeitig über die ganze innere Blattfläche entstehen und diesen mit den Stipeln verschmelzen. Hierauf stützt er seine Ansicht, dass in diesem Falle, wie überhaupt bei den hier besprochenen Bildungen, eine Combination einer winkelständigen Stipula (Ligula) mit seitenständigen Stipeln Statt finde.



der Terminallappen, Fig. 42. 43. a. b. b.), d. i. die Glieder I. Ordnung. Hierauf erheben sich die seitlichen Ränder des Blattgrundes zu zwei lateralen Stipeln (Fig. 42. st.) und zwar noch vor dem Auftreten der untern Hauptseitenlappen, die aus den obern als Abzweigungen entstehen (Fig. 44.  $\beta$ .  $\beta$ ). Unterdessen nehmen in einer die beiden obern Endpunkte der Stipulae verbindenden Transversallinie immer mehr und mehr Punkte der Innenfläche von beiden Seiten nach der Mitte zu gleichmässig fortschreitend, an der Tutenbildung Theil (Fig. 43. bei x.) und in der Medianlinie des Ganzen findet nun eine vollständige Verwachsung beider Hälften Statt (Fig. 44.), ebenfalls noch vor dem Zusammenschluss über dem Punctum vegetationis. Ueber letzterem tritt jedoch nicht eine ächte Verwachsung ein, sondern nur ein dichtes Aneinanderlegen der beiden Hälften in ihrem oberen Theile. Die obern Ränder nehmen, aber erst in einem spätern Entwicklungsstadium, eine besonders blattähnliche Form an und breiten sich beim Aufbrechen der Knospe schief tellerförmig aus. Zwischen der Transversallinie, auf welcher die von der Innenfläche ausgehende Theilnahme an der Tutenbildung erfolgte, und dem untersten Hauptseitenlappenpaare schiebt sich einige Zeit nach der Anlage des letztern der Blattstiel ein, wie dies auch bei den im Obigen aufgeführten Pflanzen der Fall war, und diese Linie ist daher die Grenze zwischen Blattgrund und Oberblatt, die Theilnahme der Innenfläche an der Stipularbildung mithin in der Wirklichkeit eine blattartige Entwicklung der obern Peripherie des Blattgrundes.

Die Tute der Platane bietet in ihrem ausgebildeten Zustande einen passenden Uebergang zu den gewöhnlich sogenannten Tuten der Polygoneen dar. Letztere zeichnen sich dadurch vor den oben besprochenen Bildungen aus, dass sie nur an der Stelle, gegen welche die aufbrechende Knospe am energischsten wirkt, nämlich an der bei ihnen völlig geschlossenen Spitze durchbrochen, hierbei aber nicht in mehr oder minder nebenblattähnliche Gestalten zertheilt werden, sondern als eine gewöhnlich häutige, die Axe umschliessende Röhre am Grunde jedes Blattes stehen bleiben. Eine grosse Formenmannichfaltigkeit ist bei ihnen nicht vorhanden; Zähnelung, Wimpering und tellerartige Ausbreitung des Saumes sind wohl die einzigen vorkommenden Variationen.

Das Blatt der Polygoneen (ich habe untersucht *Polygonum aviculare*, *virginianum*, *Hydropiper*, *Rumex scutatus*, *salicifolius*, *Rheum leucorrhizon* und bei allen durchaus gleichartige Entwicklung gefunden) entsteht als eine kleine zäpfchenartige Hervorragung unterhalb der Axenspitze (Fig. 45. 46. 47. a.) und breitet sich, indem es zugleich in die Länge wächst, um diese herum aus. Der Ring, den es in diesem Zustande (Primordialblatt) bildet, ist in der zuletzt ent-



standenen Region äusserst schmal. Hierauf beginnt eine Sonderung des anfangs gleichartigen Wulstes in zwei Haupttheile, den centralen Spreitentheil (Fig. 46. 47. b.) und zwei seitliche, in ihren Anfangsstadien schwache Stipulae von regelmässig streifiger Beschaffenheit (Fig. 46. st.). Die Entwicklung der letzteren nimmt ihren Anfang nahe beim Centraltheile und schreitet von da nach und nach weiter, bis die gehobenen Ränder auf der dem Blatte gegenüberstehenden Seite der Axe zusammenstossen und hier mit einander verschmelzen. Ungefähr zu derselben Zeit, in welcher die Stipulae vorn zusammenschliessen (bei *Polyg. aviculare* schon früher) beginnt das Gewebe des obern Randes des Blattgrundes in einer die Endpunkte der beiden Stipeln verbindenden Transversallinie sich, von aussen nach innen allmählich fortschreitend, wulstartig zu erheben (Fig. 48. st. bei x. x.), bis die so entstandenen Erhebungen in der Mittellinie zusammenfliessen und nun das ganze, kurz röhrenförmige, meist an den beiden Seiten nebenblattartig emporgezogenen Organ (Fig. 47. st. c. Fig. 49. st. st.) in allen Punkten seines Umfangs in die Höhe wächst, sich nach oben allmählich kegelförmig verengert, bald die Axenspitze mit den jungen Blattanlagen oft weit überragt und dann mit seinen Rändern zur völlig geschlossenen Tute verwächst. Die sehr schmale Zone der Innenfläche, aus welcher der dieser zukommende Antheil der Tute entspringt, ist auch hier die Trennungsmarke zwischen dem Blattgrund und dem Oberblatte. Besonders deutlich und leicht durch Messungen zu constatiren ist dies Verhältniss bei *Polygonum aviculare*, wo die Tute auf der Innenfläche in einer scharf gezeichneten elliptischen Linie gegen den Blattgrund abgegrenzt ist (Fig. 49. st. st. gegen B. F.). Zwischen dieser Zone und der in der Knospe mit den Rändern nach rückwärts eingerollten Spreite schiebt sich der Blattstiel ein, wo ein solcher vorkommt, wie bei *Rumex scutatus*, *Rheum* u. a.

Durch das Aufbrechen der eingeschlossenen Knospe wird die im Jugendzustande völlig geschlossene Tute an der Spitze durchbrochen und umgiebt nun als eine kürzere oder längere, mehr oder minder häutige Röhre die Axe am Grunde eines jeden Blattes (an jedem Knoten). Mitunter ist diese Röhre, wie es bei *Polygonum Fagopyrum* nicht selten der Fall ist, in der Medianlinie des Blattes aufgeschlitzt und mithin als zwei Nebenblätter erscheinend.<sup>4)</sup> Die Tute der *Potamogeton*-arten, die mit der der *Polygoneen* die meiste

4) *Trécul* giebt die Entwicklung der *Ochrea* von *Rumex Steudelii*, aber, wenn anders die Entwicklung der Tute dieser Pflanze mit der von mir an den Verwandten beobachteten übereinstimmt, woran zu zweifeln kein Grund vorhanden ist, ungenau, indem er ihre Entstehung einer Axillarstipula (*Ligula*) zuschreibt.



Aehnlichkeit hat, entsteht auf ganz andere Weise und kann hier nicht besprochen werden.

Das Gemeinsame und Charakteristische der im Obigen beschriebenen Bildungen liegt hiernach in dem Umstande, dass nicht, wie bei der Lateralstipularbildung, nur die seitlichen Regionen des Blattgrundes zur Stipularbildung verwendet werden, sondern dass hier die gesamte Peripherie des letzteren sich blattartig entwickelt. Diese Entwicklung nimmt ihren Ausgangspunct in der Bildung lateraler Stipeln und von diesen aus ergreift sie gleichförmig und allmählich weiterschreitend alle übrigen Punkte der Peripherie. Ich habe sie deswegen als totale Stipularbildung bezeichnet. Zwischen ihr und der rein lateralen Stipelbildung bestehen zahlreiche Uebergangsformen; namentlich gehören viele der Fälle hierher, in welchen die Stipulae eine Strecke weit auf die Innenfläche des Blattstiels fortgerückt erscheinen (mitunter hat diese Erscheinung jedoch auch andere Gründe, vergl. Abschnitt III.) Viele dieser Formen verdanken ihre Entstehung einer nur partiellen Theilnahme des axillären Peripherialtheiles des Blattgrundes.

*Trécul* betrachtet die totale Stipularbildung als eine Combination aus Ligula und lateralen Stipeln. Die Ligula ist nun, wie ich jedoch hier nicht weiter auseinandersetzen kann, einmal nicht als Entwicklungsproduct des Blattgrundes zu betrachten und entsteht ferner in der Weise, dass sie in allen ihren Punkten völlig gleichzeitig auf der innern Blattfläche auftritt. *Trécul's* Ansicht ist demnach mit meinen Beobachtungen unvereinbar.

Man kann die totalen Stipulae wegen der in allen Punkten der Peripherie des Blattgrundes sich äussernden Theilnahme an der Nebenblattbildung als die höchste Potenz der letzteren betrachten.

## V.

### Die Stipellae.

Unter Stipellen, Nebenblättchen oder secundären Nebenblättern versteht man gewöhnlich blattartige Ausbreitungen am Grunde der Theilblätter, resp. Theilblattstiele, eines zusammengesetzten Blattes. Sie kommen verhältnissmässig selten vor und sind nicht, wie dies oft bei den Stipeln der Fall ist, auf bestimmte Familien vertheilt, sondern finden sich vereinzelt oder in kleinen Gruppen und Gattungen, wie z. B. bei vielen *Thalictrum*-arten und den Robinien.



Ueber die Stipellen ist sehr wenig bekannt. *Bischoff*<sup>1)</sup> hält sie einfach für eine Wiederholung der Stipularbildung am Grunde der Theilblättchen. *Schacht*<sup>2)</sup> glaubt, es seien Fiederblättchen, welche in der Anlage mit den später entwickelten gleichartig und gleichwerthig seien, aber bei der späteren Ausbildung abwechselnd übersprungen würden, daher verkümmerten und den zur Entwicklung kommenden Blättchen genähert blieben. Von den obigen Botanikern hat keiner eine Entwicklungsgeschichte der Stipellen geliefert und es ist eine solche nur von einem Beobachter, *Mercklin*, und an nur einer Pflanze, *Robinia hispida*, bekannt. Diese ist aber nicht einmal völlig genau.

Bei *Robinia Pseud-Acacia*, *R. hispida*, *R. viscosa* und anderen Robinien finden sich die Nebenblättchen in Gestalt kleiner Zähnchen und zwar je eins unmittelbar unterhalb des kurzen Stiels eines Theilblättchens oder auch an der Rhachis zerstreut. Abnormer Weise sind die Stipellen mitunter zu Blättchen entwickelt, welche an Gestalt und auch oft an Grösse den Fiederblättchen des hier einfach gefiederten Blattes gleich sind.

Die Entwicklung der Stipellen ist folgende: Wenn das Primordialblatt sich in Spreitentheil und Stipulae gegliedert hat, entwickelt der erstere mittelst wulstiger Erhebung seiner Ränder eine Reihe von 8—10 gerundeten Hervorragungen nach basifugalem Typus. Es sind dies die Fiedern. Von den Stipellen ist während oder vor der Anlage der Fiedern nichts zu bemerken. Das Blatt erscheint, abgesehen von den später dornartig ausgebildeten Nebenblättern, in diesem Stadium als ein derber, fingerförmiger Zapfen, dessen zarte, hyaline Ränder wellenförmig gekerbt sind (Fig. 8 und 9.). Diese Kerben nehmen nach oben allmählich an Grösse ab und die sie trennenden Buchten werden stumpfer und gerundeter; die Rhachis (Mittelnerv) ist mit einer Masse von langen, filzigen Haaren bedeckt, welche die Untersuchung ungemein erschweren. Ungefähr zu der Zeit, in welcher die Anlage der Fiedern vollendet ist, beginnt die Anlage der Stipellen. Dieselben erscheinen auf der innern Fläche der Rhachis in der Gestalt sehr kleiner, abgerundeter Wärzchen neben dem Einschnitte bei jeder einzelnen Kerbe und entspringen unmittelbar aus der Rhachis selbst auf der die Einschnitte zweier homologen Kerben verbindenden Linie und nicht aus einem der Blattglieder. Die Ordnung, in welcher sie sich entwickeln, ist ebenfalls die basifugale. In ihren frühesten Stadien sind sie sehr schwer und nur an einzelnen besonders präparirten Stücken eines Blattes bei verschiedenartig auf-

1) *Bischoff*, Allgemeine Botanik. Bd. I. pag. 179.

2) *Schacht*, Handbuch der Anatomie und Physiologie. Bd. II.



fallendem und wechselndem Lichte wahrzunehmen; in spätern Stadien kann man sie jedoch schon leicht mit der Nadelspitze fühlen. Im Verlaufe ihrer späteren Entwicklung bleiben sie in der Regel dem über ihnen stehenden Fiederpaare benachbart, während sich zwischen ihnen und dem nächst untern Fiederpaare ein Stielglied entwickelt. Sie bilden sich gewöhnlich zu kleinen Zähnchen aus; dass sie sich auch blattartig entwickeln können, ist schon oben bemerkt; ob im letztern Falle besondere Modificationen in der Anlage vorkommen, habe ich nicht untersuchen können.

Wahrscheinlich entwickeln sich ebenso, wie die Stipellen von *Robinia* die bei einigen andern Pflanzen mit gefiederten Blättern vorkommenden, oft zu kleinen schwarzen Flitterchen verkümmerten Stipellen, wie die von *Indigofera Dosoua*, *Rhus typhinum*, *Gleditschia inermis*, *Acacia Farnesiana* und einigen andern *Acacia*-arten. Bei einigen *Acacien* sind die Stipellen nicht zahnförmig entwickelt, sondern in der Gestalt von kleinen Wäzchen verblieben, die mitunter, wie bei *Acacia dealbata* zu einer ringförmigen Drüse mit einander verbunden sind; bei andern (doppeltgefiederten) finden sich Stipellen am Grunde jeder secundären Spindel in der Gestalt zweier Zähnchen.

Bei der Gartenbohne (*Phaseolus vulgaris*) finden sich die Stipellen als spitze Zähnchen von blattartiger Beschaffenheit ungefähr an der Mitte oder am Grunde eines jeden Stielchens der Theilblätter des hier 3zähligen Blattes. In der Knospe findet man, dass die drei Hauptglieder des Blattes später, als die zu dieser Zeit schon weit entwickelten *Stipulae* nach ternirendem Typus entstehen (Fig. 50 und 51.). Wenn ihre Ausbildung schon ziemlich weit vorgeschritten ist (gewöhnlich an dem fünften bis sechsten Blatte von oben nach unten gezählt) erscheinen die Stipellen, und zwar am Grunde eines jeden, in der Mitte etwas gehöhlten Theilblattes als abgerundete, sehr zarte, cambiale Wäzchen (Fig. 51. stp.). Durch eine erst später eintretende Stielbildung zwischen ihnen und dem Blatte, unterhalb dessen sie entstanden sind, werden sie von diesem entfernt und erscheinen dann als kleine blattartige Zähnchen in der Mitte jedes Theilblattstielchens, so dass man an dem zum Terminallappen gehörigen zwei, an den zu den Seitenlappen gehörigen je eine Stipelle findet. Die Stipellen der Bohne sind demnach als zu den Theilblättern, nicht aber als zur Rhachis gehörige Bildungen zu betrachten, wie letzteres z. B. bei *Robinia* der Fall ist.

Auf ganz ähnliche Weise, wie die Stipellen der Gartenbohne, entstehen einige andere Bildungen, welche gewöhnlich nicht zu den Stipellen gerechnet werden, nämlich jene drüsenförmigen Organe, welche auf der innern Fläche des Blattstiels unterhalb der untersten Blattlappen bei den handförmigen Blättern der *Passiflora caerulea*



und dem schildförmig-handnervigen Blatte von *Ricinus communis* vorkommen. Sie müssen ihrer Entstehung zufolge mit demselben Rechte als Stipellen betrachtet werden, wie die zahnförmigen Bildungen bei der Gartenbohne.

Bei *Passiflora* ist der Vorgang kurz folgender. Das Blatt entsteht auf die Weise, dass der Terminallappen nebst den beiden obern Hauptseitenlappen sich nach ternirendem Typus bildet, die zwei (oder vier) untern Seitenlappen dagegen als Abzweigungen aus je dem untersten Seitenpaare (also als Glieder II. resp. III. Ordnung) entwickelt werden. Nach der Anlage des letzten Paares entwickeln sich unmittelbar am Grunde desselben nach innen zu zwei Wärrchen (mitunter auch mehrere), welche dieselbe Gestalt haben, wie die Stipellen von *Phaseolus vulgaris* (Fig. 54. stp.) in einem analogen Entwicklungsstadium. Die Spreite ist zur Zeit der Entstehung der Stipellen schon ziemlich weit in ihrer Ausbildung vorgeschritten; der Blattstiel ist dagegen noch nicht vorhanden. Die Stipellen verbleiben im weiteren Verlaufe der Entwicklung in einer warzen- oder knopfförmigen Gestalt und vertiefen sich später noch napfförmig. Meistens werden sie, ähnlich den Stipellen der Bohne, durch Einrücken eines Stielgliedes zwischen sie und die untersten Blattlappen mehr oder minder von der Spreite entfernt.

Der eben beschriebenen analog ist die Entwicklung der Drüsen unmittelbar unter der schmalsten Stelle des schildförmigen Blattes von *Ricinus communis*. Bei dieser Pflanze nimmt die innere Fläche des Oberblattes an der Spreitenbildung Theil, wie bei *Geranium*, *Tropaeolum*, *Nelumbium* und andern mehr oder minder geschlossenen schildförmigen Blättern. Die Entwicklung der Spreitenglieder ist cyclisch mit basipetalem Charakter. Wenn sich der die untersten Hauptseitenlappen des Randes verbindende Transversalwulst über die innere Fläche des Oberblattes erstreckt und eben die letzten, die Seitenlappen verbindenden Glieder des Blattkreises entwickelt hat, entsteht unmittelbar unterhalb desselben ein zweiter, mitunter auch noch ein dritter, dem ersteren ganz ähnlicher Transversalwulst, in der Regel aber schwächer und flacher, als jener. Diese secundären Erhebungen entwickeln nun entweder jederseits einen kleinen warzenförmigen Höcker, mitunter auch der oberste drei, der unterste nur zwei; häufig, namentlich bei kleineren Blättern und Achselknospen wird auch nur ein solcher Stipellarhöcker gebildet. Diese so in der Gestalt von Wärrchen angelegten Stipellen entwickeln sich hier ebenfalls nicht zu blattähnlichen Zähnen, sondern zu kurz gestielten napfförmigen Drüsen, bleiben dabei in der Regel den untersten Blattlappen benachbart und werden nur in seltenen Fällen, wie es bei *Passiflora* Statt fand, durch ein Stielglied von jenen entfernt.



Auch hier entwickelt sich der Blattstiel erst nach Anlage der Stipellen.

Von besonderem Interesse ist die Entwicklung der Stipellen bei vielen Arten der Gattung *Thalictrum*.<sup>3)</sup> Bei manchen derselben sind die Stipellen am Grunde jeder Verästelung des Blattstiels als häutige Blättchen in der gesetzmässigen Zahl 4 entwickelt, welche letztere jedoch oft durch Verwachsungen mannichfach modificirt wird; bei andern sind sie nur am Grunde der ersten oder untersten Hauptverästelungen als besondere Blättchen ausgebildet, an den obern dagegen nur als schmaler Hautsaum, oder fast narbenartig sich zeigend, bei andern durchweg nur als schwach saumförmiger Rand angedeutet; bei vielen endlich fehlen sie gänzlich. Bei allen *Thalictrum*-arten ist die Basis der Rhachis mit einer Stipularscheide versehen.

Ich wähle als Beispiel *Thalictrum aquilegifolium*, weil bei diesem der gesammte Entwicklungscharakter der *Thalictrum*-blätter, sowie die Stipellarbildung am instructivsten und deutlichsten ausgeprägt ist.

Das Blatt dieser Pflanze ist nach potenzirt dreizähligem Typus gebaut und trägt am Grunde aller Verästelungen des Blattstiels Stipellen in der gesetzmässigen Zahl 4, von denen jedesmal zwei auf der Rück- und zwei auf der Vorderseite jeder (dreigliederigen) Verästelung stehen. Dieselben sind häufig in verschiedener Weise untereinander verwachsen. Am Grunde des *petiolus communis* befindet sich eine grosse, häutige Stipularscheide.

Das also zusammengesetzte Blatt entsteht als ein flacher Zellenhügel unterhalb der Axenspitze und breitet sich rasch zu einem umfassenden, an der Ursprungsstelle aufgetriebenen Ringe aus (Fig. 55.). Das sich jetzt rasch verlängernde Oberblatt entwickelt hierauf die Glieder I. Ordnung nach ternirendem Typus (die untersten Hauptverästelungen) und unmittelbar darnach erheben sich die Ränder des Blattgrundes zu der Stipularscheide, bevor noch die Glieder II. Ordnung sichtbar werden (Fig. 55. c. Schematisch in Fig. 58.). Letztere entstehen nun so, dass sich jedes der drei Glieder der I. Ternation verlängert und dabei an seinen Rändern zwei seitliche Höcker hervorbildet, wobei der centrale Lappen die Entwicklung etwas weniger früher beginnt, als die seitlichen. Wir haben jetzt im Ganzen 9 Blattglieder. Unmittelbar hierauf entstehen am Grunde der aus den seitlichen Gliedern der Ternation I. Ordnung hervorgegangenen

3) So bei *Th. collinum*. Wallr., *Th. medium*. Jacq., *Th. flavum*. L., *Th. lacero-stipulatum* C. Koch, *Th. spurium*. Ledeb., *Th. rosmarinifolium*. Pollich, *Th. sphaerocarpum*? *Th. pyrocarpum*? *Th. calabricum*. Spr., *Th. aquilegifolium*. L.; nach den Bezeichnungen des hiesigen botanischen Gartens, die jedoch nicht ganz zuverlässig sind.



Ternationen II. Ordnung links und rechts je zwei kleine warzenförmige Höcker, die sich bald kurz blattartig ausbilden und von denen einer auf der innern, der andere auf der Rückseite des ganzen Blattorgans steht (Fig. 55. d. 56, schematisch in Fig. 59.). Die aus dem centralen Gliede der Ternation I. Ordnung entstandene Ternation II. Ordnung entbehrt dieser Organe, da sie als die unmittelbare Fortsetzung der schon mit Stipularorganen versehenen Rhachis erscheint. Die 4 in der beschriebenen Weise und Stellung entstandenen Blättchen sind die 4 an der untersten Hauptverästelung des Blattstiels stehenden Stipellen. Zur Zeit ihrer Entstehung sind sie von einander entfernt; sie verbreiten sich jedoch allmählich mit ihrer Basis über die sie trennende Region des Oberblattes und verwachsen häufig mit einander, so dass sie mitunter einen einzigen häutigen Ring um den Blattstiel bilden.

Nach der Anlage der Ternationen II. Ordnung und der zu ihren seitlichen Gliedern gehörigen 4 Stipellen beginnt die Anlage der Ternationen III. Ordnung, die sich aus jedem Gliede der Ternationen II. Ordnung ebenso bilden, wie diese sich aus den Gliedern I. Ordnung entwickelt haben. Wir haben alsdann 27 Blattglieder (Fig. 57.).

Die aus den seitlichen Gliedern jeder Ternation II. Ordnung entstandene Ternation III. Ordnung entwickelt nun sofort an ihrer Basis je zwei Blättchen, von denen eins innen, eins aussen steht. Es verhalten sich dieselben hier, wie überhaupt durch das ganze Blatt hindurch, zu der Ternation, an deren Grunde sie entstanden sind, wie Stipulae zu einem dreizähligen Blatte. Es sind die Stipellen III. Ordnung. Die aus den Mittellappen jeder der 3 Ternationen II. Ordnung entstehenden Ternationen III. Ordnung entwickeln keine solchen Blättchen an ihrer Basis, da die innerste die Fortsetzung des petiolus communis, die seitlichen dagegen die Fortsetzungen der mit den zur Gliederreihe II. Ordnung gehörigen Stipellen versehenen Spindeln II. Ordnung sind. — Wir haben daher im Ganzen  $(9-3) \cdot 2 = 12$  Stipellar-Blättchen, welche zur Gliederreihe III. Ordnung gehören. Dieselben stehen beim ausgebildeten Blatte an den 3 secundären Verästelungen in der gesetzmässigen Zahl 12 (Fig. 57, schemat. Fig. 60.).

In dieser Weise geht die Entwicklung weiter. Bei jeder neuen Anlage von Gliedern einer höhern Ordnung entwickeln nur die aus den Seitenlappen jeder Ternation der nächst niedern Ordnung entspringenden Ternationen an ihrem Grunde je zwei zu ihnen gehörige, später am Grunde jeder Verästelung stehende Stipellen, deren Zahl daher bei jeder Dreitheilung des Blattstiels stets 4 sein muss, indem jedesmal die centrale Ternation als unmittelbare Fortsetzung einer schon mit Stipellen (oder Stipeln) versehenen Rhachis der nächst niedern Ordnung keine Stipellen bildet.



Die Schlussgliederung endlich, die an keine bestimmte Ordnung gebunden ist, besteht in der Entwicklung von Ternationen (von denen wieder die seitlichen Stipellen bilden), die sich zu (demnach dreitheiligen) Blattscheiben ausbreiten. Letztere bilden noch eine mehr oder minder regelmässig dreigliederige Serratur, bei deren Entwicklung jedoch keine Stipellarbildung mehr Statt findet.

Wir haben nach dem Obigen folgenden schematischen Gang in der Entwicklung des Blattes von *Thalictrum aquilegifolium*:

Otes Stadium. Primordialblatt. Noch ohne Gliederung.

Ites Stadium. Ternation I. Ordnung.

Gliederzahl =  $3^1$ . Stipulae =  $3^0 \cdot 2$ . (Schemat. Fig. 58.)

IItes Stadium. Ternationen II. Ordnung. (Schemat. Fig. 59.)

Gliederzahl =  $3^2$ . Stipellen II. Ordnung =  $(3^1 - 3^0) \cdot 2$ .

Nebenblattbildungen überhaupt =  $3^1 \cdot 2$ .

IIItes Stadium. Ternationen III. Ordnung. (Schemat. Fig. 60.)

Gliederzahl =  $3^3$ . Stipellen III. Ordnung =  $(3^2 - 3^1) \cdot 2$ .

Nebenblattbildungen überhaupt =  $3^2 \cdot 2$ .

IV. Stadium. Ternationen IV. Ordnung.

Gliederzahl =  $3^4$ . Stipellen IV. Ordnung =  $(3^3 - 3^2) \cdot 2$ .

Nebenblattbildungen überhaupt =  $3^3 \cdot 2$ .

: : : : :

: : : : :

ntes Stadium. Ternationen nter Ordnung.

Gliederzahl  $3^n$ . Stipellen =  $(3^{n-1} - 3^{n-2}) \cdot 2$ .

Nebenblattbildungen überhaupt =  $3^{n-1} \cdot 2$ .

Die Ordnung, bis zu welcher die Ternationen fortschreiten, ist variabel und mitunter eine sehr hohe. So habe ich an kräftigen Pflanzen Ternationen bis zur VIII. Ordnung, mithin 6561 Blattscheiben, und wenn man die Serraturternationen als durchweg regelmässig annähme, 19683 Blattlappen gefunden. Die Zahl der Stipellen betrug in diesem Falle, abgesehen von den Verwachsungen, 4372.

Auf analoge Weise entwickeln sich, mit nur geringen Abweichungen in den Nebenpunkten, die Blätter von *Thalictrum flavum* und wahrscheinlich auch die der übrigen mit deutlichen Stipellen versehen *Thalictrum*-arten.

Was nun das Wesen und die Bedeutung der Stipellargebilde anbelangt, so scheint dasselbe, nach dem im Obigen Dargestellten, bei den verschiedenen Pflanzen verschieden zu sein. Bei *Robinia*, *Acacia*, *Indigofera*, *Gleditschia*, *Rhus*, *Passiflora*, *Ricinus* etc. ist die Stipellarbildung offenbar nichts anderes, als eine Wiederholung der Blattgliederbildung in verjüngtem Massstabe, eine Hinneigung zur Entwicklung paralleler Gliederreihen und somit das, was ich im I. Abschnitt als parallelen Entwicklungstypus bezeichnet habe. Die



secundären Parallelreihen kommen hier jedoch normaler Weise nicht zur blattartigen Entwicklung, sondern bilden sich zu Zähnchen oder Drüsen aus. Nur in einzelnen Fällen entwickeln sie sich zu Fiederreihen, die den normalen Reihen gleichgestaltet sind, z. B. mitunter bei *Robinia Pseudacacia*. Oftmals sind die Stipellen in Vertikalreihen entwickelt und somit analog den bei manchen Umbelliferen (vergl. Abschnitt I) vorkommenden, zu Blättchen entwickelten innern Reihen (*Foeniculum*, *Ferula*, Fig. 25). Hierbei kommt entweder auf je ein äusseres Glied ein inneres, wie bei *Robinia*, oder es kommen auf ein äusseres zwei innere Glieder (manche *Acacien*), eine Erscheinung, die ihr Analogon z. B. bei *Libanotis montana* findet. (Es wird bei der letztern Pflanze durch das nämliche Verhältniss der kreuzförmige Blattstand am Grunde jeder Hauptseitenspindel hervorgerufen.) Bei *Ricinus communis* bilden die drüsenförmigen Stipellen eine Wiederholung der das schildförmige Blatt schliessenden Transversalglieder (ähnlich, wie bei *Spiraea lobata*), bei *Passiflora* nur einen Ansatz zu einer solchen Verbindung der Seitenglieder, wie sie vollständig bei der Entwicklung schildförmiger Blätter Statt findet.

Ob die Stipellarbildung bei *Phaseolus* und den *Thalictrum*arten ebenfalls als eine Wiederholung der Blattgliederbildung, wenn auch in anderer Weise, als bei den obengenannten Pflanzen, betrachtet werden darf, wage ich nicht zu entscheiden. Bei *Phaseolus* ist eine solche Auffassung noch wahrscheinlicher, als bei *Thalictrum*. Bei der letzteren hat eine Erklärung der Stipellarbildung als Wiederholung der Nebenblattbildung am Grunde jeder Dreitheilung des Blattstiels manches für sich, so z. B. eben die spätere Grundständigkeit der Stipellen an der Basis jeder Verästelung (während sie bei *Phaseolus* sowohl von den einzelnen Theilblättern, als auch von der Rhachis durch Entwicklung von Stielgliedern entfernt werden), ihre Stellung, sowie die Aehnlichkeit ihrer Entwicklung mit der der Stipularscheide, insofern nur die Zeit des Auftretens von beiderlei Bildungen berücksichtigt wird. Doch gelang es mir nicht, das wesentlichste Analagon der Nebenblattbildung bei ihnen nachzuweisen, nämlich die Entstehung derselben als besonderer blattähnlicher Entwicklungsproducte einzelner stationärer Regionen der Spreitenanlage.

### S c h l u s s.

Ich habe in dem Vorhergehenden versucht, an einer Reihe der verschiedenartigsten dicotyledonischen Blattformen den ersten und wesentlichsten Theil der Entwicklungsgeschichte derselben darzu-



stellen, nämlich die Entstehungsgeschichte der dem ausgebildeten Blatte zukommenden einzelnen Theile; nachzuweisen, inwieweit hierbei Gesetzmässigkeit herrscht, und zu zeigen, dass trotz einer grossen Zahl von Verschiedenheiten in der Entstehung der mannichfaltigen Blattgestalten dennoch einzelne feste Momente der Entwicklung existiren, welche als dem Blatte eigenthümlich zu betrachten sind. Inwieweit sich dieselben für die Blätter der niedern Pflanzen und für die Blattorgane überhaupt bestätigen werden, bleibt der weiteren Untersuchung überlassen.

Ein zweiter Hauptpunct der Entwicklungsgeschichte, auf dessen Erörterung ich jedoch wegen Mangels an hinreichenden Beobachtungen verzichten muss, ist die Ausbildung der angelegten Form und insbesondere der anatomische Theil derselben. Ist auch die Mannichfaltigkeit in der ersten Periode der Entwicklung schon bunt genug, so findet doch in der letztern eine noch weit grössere Variabilität Statt. Vorzüglich ist es hier die Ausbildung der Nervaturen und die Richtungen der Zellenausdehnung in den einzelnen Regionen der Blattanlage, welche die spätere Form des Blattes bedingen und alle die zahllosen Nüancen, in welchen uns diese erscheint, hervorrufen. Die Anlageform wird hierdurch mitunter so vollständig verändert, dass durchaus gleichartig angelegte Blätter später keine Spur von Aehnlichkeit mehr besitzen, z. B. *Rosa canina* und *Helleborus foetidus*, und umgekehrt ähnlich ausgebildete Blätter im Jugendzustande gänzlich von einander verschieden sind, z. B. *Platanus* und *Acer Pseudo-Platanus*. Doch zweifle ich nicht, dass auch hier, trotz der scheinbar regellosen Mannichfaltigkeit, feste Normen existiren. Ausgedehntere Untersuchungen hierüber fehlen zur Zeit noch; einzelne Beobachtungen sind von *Link*, *Grisebach* und *Schacht* mitgetheilt worden.



## Erklärung der Figuren.

Die Figuren sind einzelne aus vollständigen Entwicklungsreihen herausgegriffene Stadien und sollen nur zum leichteren Verständnisse, nicht zum Beweise dienen. Sie sind von mir mittelst des *Gerling'schen* Apparates für mikroskopisches Zeichnen (cf. Flora 1855. Nr. 44) nach der Natur gezeichnet worden. Die Lithographien sind gleichfalls von mir ausgeführt; ihr Mangel an Eleganz mag mit dem ersten Versuche entschuldigt werden.

### Tab. I.

- Fig. 1. Vertikalansicht des jüngsten Theils einer Blattnospe von *Pisum sativum*.  
*p. v.* Die Axenspitze (punctum vegetationis). In allen folgenden Figuren ist dieselbe ebenfalls mit *p. v.* bezeichnet. *a.* Jüngste Blattanlage in dem Stadium des Primordialblattes; umfasst einen der Insertionsstelle des fertigen Blattes proportionalen Antheil des Axenumfangs. *b.* Zweites Blatt; beginnt eben, aber kaum merklich, sich zu gliedern. *c.* Drittes Blatt. Der centrale Theil (Oberblatt) ist im raschen Wachsthum begriffen. *st. c.* Die dem Blatte *c* angehörigen Stipeln, im Begriff, sich blattartig zu entwickeln. Das Längenwachsthum des durch sie begrenzten Theiles (Blattgrund) ist gegen das Längenwachsthum des centralen Theils (des Oberblattes) verschwindend. *d.* Viertes Blatt. Die Fiederbildung hat begonnen. Die beiden untern Paare sind angelegt; das untere Paar (das früher entstanden ist) ist entwickelter, als das obere. *p. d. I.* Erstes. *p. d. II.* Zweites Fiederpaar. *st. d.* Stipeln. *e.* Fünftes Blatt. Wie das vorhergehende.
- Fig. 2. Vertikalansicht des jüngsten Theils einer Blattnospe von *Vicia pisiformis*. Alle Buchstaben haben dieselbe Bedeutung, wie die in Fig. 1. Zeigt noch deutlicher das Wesen der Blattgliederbildung durch successive Höckerentwicklung, die hier, wie auch im vorhergehenden Falle nach basifugalem Typus erfolgt. Die Stipula zerlegt sich hier im Laufe der Entwicklung in 2 von einander getrennte Theile (Doppelstipularbildung) *st. b. c. d. a.* und  $\beta$ .
- Fig. 3. Vertikalansicht der Blattnospe von *Ruta graveolens*.  
*a.* Erste deutliche Blattanlage; umfasst erst einen kleinen Antheil am Axenumfang. *b.* Zweite Blattanlage, einen grösseren Theil des Axenumfangs einnehmend. *c.* Drittes Blatt, dem Stadium des Primordialblattes am nächsten stehend, umfasst den dem ausgebildeten Blatte zukommenden Antheil des Axenumfangs. *d.* Viertes Blatt, mit beginnender Gliederbildung. *e.* Fünftes Blatt. *p. e.* Glieder I. Ordnung, hier nach basifugalem Typus entstehend.
- Fig. 4. Ein junges Blatt von *Liquidambar styraciflua* von innen.  
*a.* Terminallappen. *b. a. b. a.* Obere Hauptseitenlappen, mit dem Terminallappen zusammen die Glieder I. Ordnung bildend.  $\beta. \beta.$  Untere



Hauptseitenlappen, aus den obern entsprungen, als Glieder II. Ordnung *st.* Stipulae. *B. F.* Blattgrund; sein Gewebe ist gegen das trübe, cambiale Gewebe des Oberblattes scharf abgegrenzt.

Fig. 5. Das dem in Fig. 4 dargestellten folgende, jüngere Blatt von *Liquidambar styraciflua*.

Bedeutung der Buchstaben, wie in Fig. 4. Man bemerkt, wie die Stipulae, die hier unmittelbar nach den obern Hauptseitenlappen *b. b.* entstehen, noch vor dem Auftreten der Glieder II. Ordnung *b.  $\beta$*  entwickelt werden.

Fig. 6. Blatt aus der Knospe von *Reseda undata*.

*n.* Oberblatt (hier Mittelnerv). *st. st.* Stipeln. *B. F.* Blattgrund. Von der Spreite ist noch nichts zu bemerken; die Stipeln sind schon beträchtlich entwickelt.

Fig. 7. Ein etwas entwickelteres Blatt von *Reseda undata*.

Der Mittelnerv *n. m.* hat hier seine Ränder mit einem zarten Saume *l. l.* bekleidet, der bei *a. a.* die Spreitenglieder nach basipetalem Typus bildet. Der Terminallappen ist hier den Spreitengliedern weit voraus; später werden letztere ihm an Grösse und Gestalt gleich. Die Buchstaben haben im Uebrigen die nämliche Bedeutung, wie in Fig. 6.

Fig. 8. Junges Blatt der *Robinia Pseud-Acacia* von der Seite.

*n.* Mittelnerv. *d. d.* Anlagen der Fiedern, durch wulstartige Erhebung der Seitenränder des Mittelnerven nach basifugalem Typus gebildet. Die Stipeln sind weggeschnitten.

Fig. 9. Dasselbe, wie Fig. 8, von vorn betrachtet, um die wulstartige Erhebung der Ränder besser bemerken zu können.

Fig. 10. Ein junges Blatt von *Lupinus angustifolius* von vorn.

*st. st.* Stipulae, hier vor allen Blattgliedern I. Ordnung entstanden. *a. a.* *b. b. c. c.* Blattglieder der Reihe nach entsprungen aus dem Rande des Oberblattes. Nach der Anlage der letzten ist der Transversalwulst *v. t.* über der Innenfläche des Oberblattes gebildet worden. Oberhalb *v. t.* beginnende Haarbildung.

Fig. 11. Etwas älteres Blatt von *Lupinus angustifolius*.

Die Buchstaben haben die nämliche Bedeutung, wie in Fig. 10. *d. d. e. e.* Aus dem Transversalwulste entstandene Blattglieder I. Ordnung, die hier in einen Kreis gestellt erscheinen. (Cyclischer Typus mit basipetalem Charakter)

Fig. 12. Blatt aus der Knospe von *Geranium molle* von vorn.

*a. b. b.* Glieder, der Reihe nach entsprungen aus dem Rande des Oberblattes; *c. c.* die aus dem Transversalwulste *v. t.* hervorgegangenen seitlichen Glieder. Die Stipeln, die hier vor allen Gliedern I. Ordnung entstanden sind, sind weggeschnitten.

Fig. 13. Ein etwas älteres Blatt von *Geranium molle*.

Jedes der 5 Glieder I. Ordnung hat sich nach ternirendem Typus in je 3 Glieder II. Ordnung zerlegt. *a. a.* und  *$\beta. b.$*  *a.* und  *$\beta. c.$*  *a.* und  *$\beta.$*  Die Stipeln sind hier gleichfalls weggeschnitten.

Fig. 14. Vertikalansicht des jüngsten Theils der Blattknospe von *Galium aristatum*.

*p. v.* Axenspitze. *a. a.* Primordialblatt, ringförmig die Axenspitze umschliessend. *b. b.* Die Anlagen der später knospentragenden Blätter des (unächten) Wirtels. *st. b.* Stipeln des Blattes *b.* *st. b.* Stipeln des Blattes *b.*; später die knospenlosen Blätter des Wirtels

Fig. 15. Vertikalansicht des jüngsten Theils der Blattknospe von *Galium Mollugo*.



*a. a'*. Anlagen der später knospentragenden Blätter des obern Wirtels; gekreuzt mit *b. b'*, den analogen Theilen des zweiten Wirtels. *x. x.* Die noch nicht zu Blättchen gegliederten Stipularregionen der Blätter *a* und *a'*. *st. b* und *st. b'*, wie in der vorhergehenden Figur. Bei *y* erhebt sich das Zellgewebe zur Ausfüllung der zwischen *st. b* und *st. b'* befindlichen Bucht. (5gliederiger Wirtel)

Fig. 16. Axenspitze mit 2 Blattwirteln von *Galium Mollugo*.

Der untere Blattwirtel ist 7gliederig, indem bei *y* das in Fig. 15 sich gleichförmig erhebende Zellgewebe hier zu einer besondern Blattanlage entwickelt wird. Bedeutung der übrigen Buchstaben, wie in Fig. 14 u. 15.

Fig. 17. Ein der Fig. 16 ähnliches Stadium von *Galium Mollugo*.

Der untere Blattwirtel wird 8gliederig durch beiderseits stattfindende blattartige Entwicklung des zwischen *st. b* und *st. b'* befindlichen Zellgewebes. Die Buchstaben sind in dieser Figur verkehrt eingetragen (vergl. die Note auf S. 33).

Fig. 18 und 19. Axenspitzen mit je zwei Blattwirteln von *Rubia tinctorum*.

In der Fig. 18 ist der Wirtel 4gliederig durch beiderseitige Verschmelzung von *st. b* und *st. b'*; in der Fig. 19 dagegen 6gliederig durch getrennte Entwicklung der zu den hier weit entwickelteren Hauptblättern *b* und *b'* gehörigen Stipeln. Die übrigen Buchstaben haben dieselbe Bedeutung, wie in den vorhergehenden Figuren.

Fig. 20. Axenspitze mit 5 Blattwirteln von *Myriophyllum verticillatum* von der Seite.

Die mit gleichen Zahlen bezeichneten Blattanlagen gehören den nämlichen Wirteln an. Der 5te Wirtel ist unvollständig. *a*. Zellenwucherung an der Spitze des Blattes (eine gleiche findet auch an den Blattgliedern Statt). Diese Zellen sind später luftführend und halten die Pflanze an der Oberfläche des Wassers. Man bemerkt, dass hier alle dem nämlichen Wirtel angehörigen Glieder gleichzeitig entstehen.

Fig. 21. Blattknospe von *Foeniculum officinale* von oben.

*a*. Erstes Blatt, nur zum Theil umfassend. *b*. Zweites Blatt, völlig umfassend, die Entwicklung der Spreitenglieder *I. I.* beginnend. *c*. Drittes Blatt, an dem 4 Paar Glieder *I.* Ordnung, nach basifugalem Typus entwickelt, sichtbar sind. *I. II. III. IV.* Spreitenglieder. *st. st.* Stipulare Erhebungen der Ränder des Blattgrundes.

Fig. 22. Axenspitze mit 2 Blattanlagen von *Aegopodium Podagraria*.

*a*. Erstes Blatt, in der Entstehung begriffen. *b*. Zweites Blatt. Die beiden Hauptseitenglieder *I. I.* sind eben angelegt. Die Stipeln sind noch nicht sichtbar. Es entwickeln sich dieselben noch vor dem Auftreten der Glieder *II.* Ordnung.

Fig. 23. Blatt mit den Gliedern *I.* Ordnung nebst den Stipeln von *Heracleum Sphondylium*.

*I. II. III.* Glieder *I.* Ordnung, in dieser Reihenfolge entstanden. *st.* Anlage der Stipularscheide, nach den Spreitengliedern *I.* Ordnung entstanden. Der Blattgrund ist, wie man sieht, von beträchtlicher Ausdehnung.

Fig. 24. Späteres Stadium des Blattes von *Heracleum Sphondylium*.

*a. β. γ. δ.* Blattglieder *I.* Ordnung mit der basifugal entwickelten Serratur. *st.* Stipularscheide, die Axenspitze mit den jüngeren Blattanlagen einschliessend. *rh.* Rhachis. *B. F.* Blattgrund. Das Gewebe des eben in der Entwicklung begriffenen Blattstiels ist gegen das entwickeltere Gewebe der Rhachis und des Blattgrundes deutlich abgegrenzt.

Fig. 25. Ein Blatt aus der Knospe von *Foeniculum officinale*.

*rh.* Rhachis. *a. β.* etc. Glieder *I.* Ordnung, zum Theil schon mit Gliedern



II. Ordnung versehen, während sich an der ganz cambialen, zarten Spitze noch fortwährend Glieder I. Ordnung bilden.  $\alpha'$ ,  $\beta'$ , etc. Innere Vertikalreihen von Blattgliedern, entstehend aus der Rhachis, gleichlaufend mit den Randgliedern I. Ordnung. Dieselben sind, wie die Randglieder, nach basifugalem Typus, aber etwas später entwickelt worden, als die ersteren. (Gewöhnlich zeigt sich das unterste  $\alpha'$  beim Auftreten des IV. oder V. Randgliederpaares.) Sie sind ebenfalls schon mit Gliedern II. Ordnung, die hier wie Abschnürungen erscheinen, versehen. *st. st.* Lappen der Stipularscheide. (Paralleler Typus mit basifugalem Charakter.)

Fig. 26. Axenspitze mit einer noch nicht umfassenden Blattanlage (*a*) von *Ranunculus tuberosus* von oben.

Fig. 27. Eine wenig spätere Stufe. Das Blatt ist völlig umfassend. Eine deutliche Gliederung ist noch nicht bemerkbar.

Fig. 28. Eine noch spätere Stufe. Der derbere Theil des umfassenden Ringes (*a*, in Fig. 27) hat nach ternirendem Typus die 3 Blattglieder I. Ordnung *a. b. b.* entwickelt. Der Terminallappen *a* überragt die Seitenlappen *b. b.* Die Ränder des Blattgrundes *st. st.* beginnen sich stipelartig zu erheben.

Fig. 29. Blatt mit der Stipularscheide von *Ranunculus tuberosus*, schon ziemlich entwickelt, von vorn.

*a.* Terminallappen. *b. a. b. a.* Obere, *b.  $\beta$ . b.  $\beta$ .* Untere Hauptseitenlappen, als Abzweigungen der obern entstanden. *st. st.* Hälften der Stipularscheide, die hier unmittelbar nach der Anlage der obern Hauptseitenlappen entsteht, mützenförmig die Axenspitze mit den jüngern Blattanlagen überdeckend.

Fig. 30. Blatt aus der Knospe von *Ranunculus tuberosus*, halbirt, von der Seite. Die Buchstaben haben die nämliche Bedeutung, wie in Fig. 29. Die untersten Blattlappen *b.  $\beta$ .* sind in der Entstehung begriffen: die Stipularscheide ist bereits entwickelt. *B. F.* Blattgrund, von ziemlicher Ausdehnung.

Fig. 31 und 32. Schematische Figuren zur Versinnlichung der Arten des Einschlusses eines Blattes in seine eigenen Stipeln.

Fig. 31. Die Stipeln schliessen ihr Blatt so ein, dass sie es beide mit den Innenseiten berühren.

Fig. 32. Die Stipeln schliessen ihr Blatt so ein, dass es die äussere mit der Bauchseite, die innere mit dem Rücken berührt.

*a.* Axe. *f.* Blatt. *st. st.* Stipulae.

## Tab. II.

Fig. 33. Axenspitze mit einer Blattanlage von *Liriodendron Tulipifera* von vorn. *p. v.* Axenspitze. *f.* Oberblatt, aufgerichtet, noch ohne Spreitenbildung. *st. st.* Stipulae. Die innere Peripherie des Blattgrundes beginnt allmählich von aussen nach innen (bei  $\alpha$ ) fortschreitend, an der Bildung der Totalstipulae Theil zu nehmen.

Fig. 34. Ein etwas späteres Entwicklungsstadium, von oben. *f.* Oberblatt, über die Stipeln hingebogen. *st. st.* Stipularhälften, über der Axenspitze zusammenschliessend, noch durch eine durch *a.* verlaufende Linie getrennt.

Fig. 35. Eine der vorhergehenden sehr nahe stehende, etwas ältere Stufe, von der Seite.

Das Oberblatt beginnt die Spreitenbildung in Gestalt eines ganz herablaufenden, zarten Saums *l*, wodurch sich der centrale Theil als Mittel-



nerv *n.* zu erkennen giebt. Der Blattstiel ist noch nicht vorhanden. *B. F.* Blattgrund.

Fig. 36. Eine noch spätere Stufe, von der Seite.

Der Blattstiel *p.* hat begonnen sich zu entwickeln, ehe noch die Theile der Spreite zu erkennen sind. Letztere erscheint als flossenartige Ausbreitung an dem mittleren Theile des Mittelnerven. Bedeutung der Buchstaben, wie in Fig. 35.

Fig. 37. Etwas späteres Stadium, von der Seite.

Die beiden Lappen des fertigen Blattes sind in der Anlage zu erkennen. Die primäre Nervatur beginnt sich zu entwickeln. Alle Nerven treten gleichzeitig auf.

Fig. 38. Spreite eines jungen Blattes von *Liriodendron Tulipifera* mit der primären Nervatur von der Seite. *n. m.* Mittelnerv.

Fig. 39. Jüngster Theil einer Blattnospe von *Melianthus major* von vorn.

Die drei Paare der Spreitenglieder (*I. II. III.*) sind nach basipetalem Typus angelegt. *f. t.* Terminalblättchen. Der obere Rand des Blattgrundes beginnt, im Anschluss an die seitlichea Stipeln *st. st.*, sich wulstartig über die Innenfläche zu erheben. Die beiden Hälften sind noch getrennt (hei *x.*)

Fig. 40. Ein etwas späteres Stadium des Blattes derselben Pflanze.

Die Stipularhälften sind bei *x* verschmolzen. Die ganze innere Peripherie des Blattgrundes erhebt sich wulstartig über die Innenfläche. Bedeutung der Buchstaben, wie in Fig. 39.

Fig. 41. Axenspitze mit einer im Stadium des Primordialblattes befindlichen Blattanlage *a.* von *Platanus occidentalis*.

Fig. 42. Ein junges Blatt derselben Pflanze von der Seite.

Die Blattglieder I. Ordnung *a. b.* sind nach ternirendem Typus entwickelt. Nach ihrer Anlage und noch vor der Anlage der Glieder II. Ordnung haben sich die Ränder des Blattgrundes zu Stipeln *st.* erhoben.

Fig. 43. Eine der Fig. 42 ähnliche Stufe von oben.

*a. b. b.* Glieder I. Ordnung (Terminallappen und obere Hauptseitenlappen). *c.* Die Stipeln sind bei *x* noch von einander getrennt. *p. v.* Axenspitze. *f.* Jüngste Blattanlage.

Fig. 44. Ein späteres Stadium, von oben.

Die Blattglieder II. Ordnung *β. β.* (Untere Hauptseitenlappen) sind entwickelt. Dieselben sind als Abzweigungen der obern Hauptseitenlappen *b. a.* entstanden. Die Stipeln *st* sind vollkommen mit einander vereinigt. Das ganze, bauchig röhrenförmige Organ erhebt sich in allen Puncten seines Umfangs zur Tute. Die sonstigen Buchstaben haben dieselbe Bedeutung, wie in Fig. 43.

Fig. 45. Axenspitze mit einem im Entstehen begriffenen Blatte (*a*) von *Rumex scutatus*. Letzteres ist noch nicht völlig umfassend.

Fig. 46. Axenspitze mit zwei Blattanlagen derselben Pflanze.

*a.* Erstes, *b* Zweites Blatt, umfassend, in Oberblatt (*b*) und Stipeln *st.* gegliedert. Letztere sind regelmässig streifig.

Fig. 47. Jüngster Theil der Blattnospe derselben Pflanze, von der Seite.

*p. v.* Axenspitze. *a.* Erste Blattanlage. *b.* Zweites Blatt, durch das zarte Gewebe der Stipeln des dritten Blattes durchscheinend. *c.* Drittes Blatt. Die Spreite ist zurückgerollt, nach unten abgerundet vorspringend, als Anlage der die spiessförmige Gestalt des Blattes bedingenden Lappen. *st. c.* Nebenblattartig emporgezogene, regelmässig streifige Stipeln. *B. F.* Blattgrund.



Fig. 48. Eine dem Blatte *c.* in Fig. 47 sehr nahe stehende Entwicklungsstufe des Blattes derselben Pflanze.

*F.* Blattspreite, mit den Rändern zurückgerollt. *B. F.* Blattgrund, deutlich gegen das Gewebe des Oberblattes abgegrenzt. *st. st.* Stipeln, vorn aufgeschlitzt, um die Art ihrer Vereinigung zur Tute bemerken zu können. Dieselben sind noch von einander getrennt; bei *x. x.* beginnt die obere Peripherie des Blattgrundes sich allmählich gesondert zu erheben.

Fig. 49. Ein junges Blatt von *Polygonum aviculare*.

*F.* Blattspreite. *st. st.* Stipeln, bei *x.* mit einander verbunden, vorn aufgeschlitzt. *B. F.* Blattgrund, in einer scharf umschriebenen elliptischen Linie gegen die Spreite abgesetzt. Dieser Umstand ist sehr geeignet, das relative Aufhören des Längenwachstums des Blattgrundes gegenüber dem der Spreite durch Messungen zu constatiren.

Fig. 50. Vertikalansicht des jüngsten Theils einer Blattknospe von *Phaseolus vulgaris*.

*a.* Erste, *b.* Zweite Blattanlage, beide einen der Insertionsstelle des fertigen Blattes proportionalen Antheil des Axenumfanges einnehmend (Primordialblatt). *c.* Drittes Blatt. Der centrale Theil *c.* beginnt sich rasch zu verlängern (Oberblatt). *st. c.* Stipeln des Blattes *c.*, im Beginn sich zu Blättchen zu entwickeln. *d.* Viertes Blatt. Die drei Theilblätter *I. II. III.* sind nach ternirendem Typus entwickelt. *st. d.* Die Stipeln, schon sehr ausgebildet. Auf der Innenfläche des Blattes beginnt eine Haarbildung.

Fig. 51. Ein schon ziemlich entwickeltes Blatt von *Phaseolus vulgaris*.

*I. II. III.* Die drei Theilblätter. Am Grunde des obern Theilblattes haben sich so eben zwei, am Grunde der beiden untern je eine Stipelle *stp.* entwickelt, alle 4 fast gleichzeitig. Die Stipeln sind weggeschnitten.

Fig. 52. Ein noch wenig entwickeltes Blatt von *Pyrethrum aureum*.

Die Blattglieder entstehen nach divergentem Typus. *I.* ist zuerst gebildet worden, hierauf gleichzeitig unterhalb und oberhalb desselben *II* und *II*.

Fig. 53. Blatt derselben Pflanze, etwas weiter entwickelt.

Nach unten hin werden keine neuen Blattglieder mehr gebildet; dagegen entstehen solche noch fortwährend an der Spitze (*III* und *IV*). Bei noch weiter entwickelten Blättern sind noch mehr Glieder vorhanden, die sich sämmtlich unterhalb der Spitze bilden.

Fig. 54. Blatt aus der Knospe von *Passiflora caerulea*.

*I* Terminallappen. *II. a. II. a.* Obere, *II. b. II. b.* Untere Hauptseitenlappen, die letzteren als Abzweigungen der ersteren entstanden *stp.* Stipellenpaar, später drüsenförmig ausgebildet; am Grunde der untersten Seitenlappen in Gestalt von Wärcchen, ähnlich den Stipellen der Bohne (Fig. 51), entstanden. Später meist von der Blattspreite entfernt.

Fig. 55. Jüngster Theil der Terminalknospe von *Thalictrum aquilegifolium*, schräg von oben betrachtet.

*a* Erste, *b.* Zweite Blattanlage, die Axe noch nicht umfassend. *c.* Dritte Blattanlage, umfassend. Die Ternation I. Ordnung (*I. II. II.*) ist angelegt, die Stipularscheide im Entstehen begriffen. *d.* Viertes Blatt. Jedes Glied der Ternation I. Ordnung hat je eine Ternation II. Ordnung (*a. b. b.*) entwickelt. Die aus den seitlichen Gliedern *II. II.* des Blattes *c.* entstandenen Ternationen haben am Grunde je eine innere und eine äussere Stipelle gebildet, von denen in der Figur nur links eine der innern und rechts eine der äussern sichtbar ist.

Fig. 56. Ein dem Blatte *d* der Fig. 55 ähnliches Stadium, von der Seite.

*st st.* Stipularscheide. *I. II. II.* Glieder der Ternation I. Ordnung. Jedes derselben hat drei Glieder *a. b. b.* nach ternirendem Typus gebildet, die



zusammen die Ternationen II. Ordnung bilden. *stp.* Die zu der Ternation II. a. b. b. gehörige rückenständige Stipelle. Die übrigen Stipellen sind verdeckt.

Fig. 57. Ein weiter entwickeltes Stadium des Blattes von *Thalictrum aquilegifolium*, von der Seite.

Jedes der drei Glieder der Ternation I. Ordnung I. II. II. hat 3 neue Glieder nach ternirendem Typus (I. a. I. b. I. b. II. a. II. b. II. b.) gebildet (Ternationen II. Ordnung), und jedes dieser Glieder durch einen analogen Vorgang die Ternationen III. Ordnung entwickelt (z. B. I. b. a. β. β. u. s. f.), wodurch 27 Blattglieder entstanden sind. *stp. I. stp. I.* sind die zu der seitlichen Ternation II. Ordnung (II.) gehörigen Stipellen; die links stehende ist die rückenständige, die rechts befindliche die innenständige. Beide sind ziemlich entwickelt und beginnen sich einander zu nähern. *stp. II.* ist die zur seitlichen Ternation I. b. a. β. β. gehörige rückenständige Stipelle. *x. x.* Die rückenständigen Stipellen der Ternationen II. b. II. b. Die übrigen Stipellen sind durch verschiedene Theile des Blattes verdeckt. *st.* Stipularscheide.

Fig. 58, 59 und 60. Schematische Figuren zur bessern Veranschaulichung der Entwicklungsgeschichte des Blattes von *Thalictrum aquilegifolium* (entsprechend den Figuren 55. c. 56 und 57).

Fig. 58. Erstes Stadium. Ternation I. Ordnung entwickelt. I. II. II. Unmittelbar nach der Anlage derselben entstand die Stipularscheide *st. st.*

Fig. 59. Zweites Stadium. Ternationen II. Ordnung entwickelt. Jedes der 3 Glieder I. II. II\* der Fig. 58 hat 3 neue Glieder gebildet. *stp. II.* Stipellenpaar der seitlichen Ternation II. *stp. II\*.* Stipellenpaar der seitlichen Ternation II\*. Je eine Stipelle rückenständig, je eine innenständig.

Fig. 60. Drittes Stadium. Ternationen III. Ordnung entwickelt. Jedes der Glieder III. Ordnung aus Fig. 59 hat sich in drei Glieder III. Ordnung zerlegt, so dass im Ganzen 27 Blattglieder vorhanden sind. Nach der Anlage derselben haben jedesmal die aus den seitlichen Gliedern der Ternation II. Ordnung hervorgegangenen Ternationen III. Ordnung Stipellen an ihrem Grunde entwickelt. — Die Figur ist durch die beige-setzten Buchstaben und die vorhergehenden Figuren leicht verständlich.



*Tab. I.*



A. W.

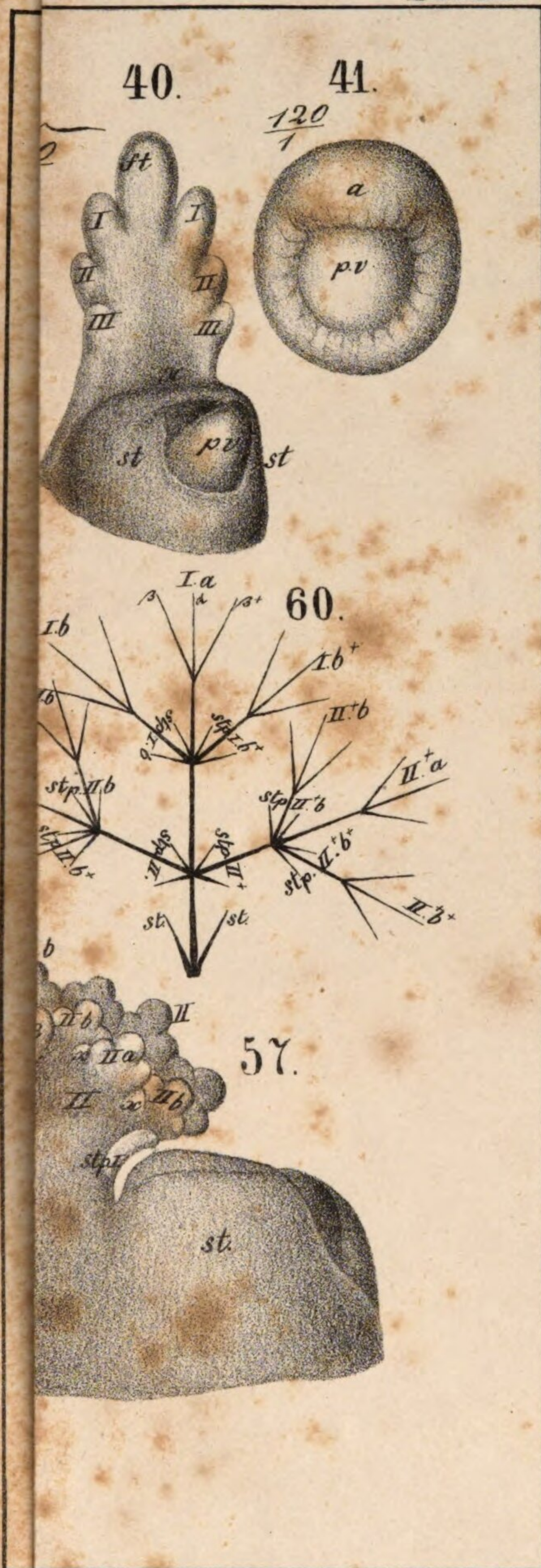
A. W. Eichler. sc.







Tab. II.



A. W. Eichler. sc.















W.U.H. PERLINGER  
BUCHBINDEREI  
MÜNCHEN 25  
LEUTSTETTENERSTR. 4







Eichler, August Wilhelm,

Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes mit besonderer Berücksichtigung  
der Nebenblatt-Bildungen Inaugural-Dissertation

1861

Phyt. 151 e

urn:nbn:de:bvb:12-bsb10301417-2